ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 93

6

ИЮНЬ

280 лет
АКАДЕМИЧЕСКОЕ КНИГОИЗДАТЕЛЬСТВО РОССИИ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2008

**Учредители:**

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**
**РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО**

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
*Р. В. КАМЕЛИН*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова,
И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
*R. V. KAMELIN*

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, M. G. Pimenov, I. N. Safronova,
I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **А. Е. Васильев**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. М. Бобылева* и *Н. И. Журавлева*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 93, № 5: 14.05.2008.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 20.05.2008. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 12.4. Уч.-изд. л. 14.5. Тираж 392 экз. Тип. зак. № 294. С 98

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2008 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2008 г.

УДК 581.45 : 561.5 : 551.763

© **Н. П. Маслова, Л. Д. Волкова, Н. В. Горденко**

# МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТЬЕВ *PLATANUS ACERIFOLIA* (*PLATANACEAE*) И ПОДХОДЫ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ МЕЛОВЫХ ДИСПЕРСНЫХ ЛИСТЬЕВ ПЛАТАНОВОГО ОБЛИКА

N. P. MASLOVA, L. D. VOLKOVA, N. V. GORDENKO.
MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF LEAVES IN *PLATANUS ACERIFOLIA* (*PLATANACEAE*) IN THE CONTEXT OF IDENTIFICATION OF THE CRETACEOUS PLATANOIDS

Палеонтологический институт РАН
117497 Москва, ул. Профсоюзная, 123
Факс (495) 339-12-66
E-mail: paleobotany_ns@yahoo.com; gordynat@mail.ru
Поступила 17.05.2007

Выявлена значительная морфологическая изменчивость листьев современного вида *Platanus acerifolia* Willd. На основании этого выделено 3 основных морфотипа листовых пластинок, приуроченных к различным участкам кроны дерева. Показана необходимость использования данных о морфологической изменчивости листьев современного платана при определении таксономической принадлежности меловых листьев платанового облика.

Ключевые слова: морфология, систематика, *Platanaceae*, ископаемые покрытосеменные.

В палеоботанических исследованиях, имеющих по сравнению с исследованиями необотаников свои специфические особенности, нередок узкий морфологический подход к изучаемому объекту. В качестве нового таксона может представляться материал, лишь в незначительной степени отличающийся по своей морфологии от уже известного. При этом растет число необоснованно выделенных новых систематических групп, не отражающее действительное, с точки зрения систематики, положение. К тому же ограниченность доступного палеоботанику материала не позволяет достаточно полно выявить особенности индивидуальной, возрастной, сезонной, экологической и географической изменчивости отдельных органов, а специфика палеоботанических объектов, заключающаяся в наложении на них временны́х пределов, значительно усложняет проблему разграничения ископаемых таксонов. Поэтому палеоботанические исследования по возможности должны быть тесно сопряжены с достижениями современной ботаники, в рамках которой возможно детальное изучение границ изменчивости тех или иных признаков.

Одной из важнейших особенностей оценки таксономической значимости признака является определение степени его изменчивости, представление об амплитуде его варьирования на разных онтогенетических стадиях и в различных условиях существования растения. Исследования такого рода помогают более успешно решить вопрос о степени генетической закрепленности того или иного признака. Еще Н. И. Вавиловым (1921) было показано, что знание границ изменчивости признака одного вида позволяет предвидеть существование определенной амплитуды варьирования того же признака у близкого вида путем его сопоставления с изученным. При таком подходе у исследователя появляется возможность избежать ситуации, когда, преувеличивая роль некоторых отклонений в развитии признака, необоснованно выделяются новые виды, а нередко и более высокие систематические категории. Это особенно существенно для палеоботаники, где количество обрабатываемого материала часто ограничено, а его сохранность не всегда удовлетворительна.

В меловых отложениях северного полушария широко распространены листья, имеющие в различной степени лопастные листовые пластинки с преимущественно супрабазальным типом отхождения более или менее выраженных базальных жилок и зубчатым краем. Подобный морфотип свойствен подроду *Platanus* рода *Platanus* L. Со времен работ Л. Лекере, Дж. Ньюберри, О. Геера и других европейских американских палеоботаников XIX в. такие листья на основании внешнего подобия относили большей частью к современному роду *Platanus*. Неправомерность определения в меловых отложениях современного рода *Platanus* показана исследованиями последних лет (Maslova, 2003; Маслова, Герман, 2004; Maslova et al., 2005, и др.). На основании многочисленных данных по морфологии и анатомии ископаемых листовых и репродуктивных структур предполагается существование в меловом периоде обширной группы растений, обладавшей типичными для платана лопастными листьями и совершенно отличными от него репродуктивными органами. Вероятно, эта группа включает представителей различных родов и даже семейств естественной системы двудольных.

Определение ископаемых листьев осложнено тем, что исследователи зачастую не располагают достаточным материалом, а в случаях, когда имеющиеся представительные выборки демонстрируют большой разброс макроморфологических признаков, не учитывают возможного полиморфизма листовых пластинок и как следствие принимают каждый хоть сколько-нибудь отличающийся экземпляр за отдельный вид. Сказанное в полной мере относится к меловым листьям, в общих чертах сходным с современным родом *Platanus*. Несомненно, детальное исследование морфологической изменчивости листовых пластинок современного платана способствовало бы решению этой задачи. Однако имеющиеся на сегодняшний день исследования такого рода крайне ограничены (Шкарлет, 1979), а имеющиеся в литературе сведения, касающиеся выявления степени варьирования признаков листа современных видов платана, достаточно противоречивы (Henry, Flood, 1919; MacGinitie, 1937; Suzuki, 1958). Эта ситуация побудила нас провести детальное изучение морфологических признаков листьев вариабельного современного вида *P. acerifolia*, определить пределы изменчивости отдельных признаков листа с целью дальнейшего использования полученных данных в качестве модели при идентификации меловых находок листьев платанового облика.

## Материал и методика

Большинство ранее опубликованных морфологических исследований листьев платана было выполнено на 2 видах — *P. occidentalis* L. и *P. orientalis* L. В качестве объекта для изучения морфологических вариаций листьев мы выбрали *P. acerifolia* — вид, являющийся гибридным (*P. occidentalis* × *P. orientalis*) и обладающий самой высокой степенью полиморфности листовых пластинок в пределах рода, которые проявляют признаки обоих родительских видов.

Гербарный материал, послуживший основой для настоящего исследования, был собран в г. Анапа (Краснодарский край), летом 2004—2006 гг. Также были сде-

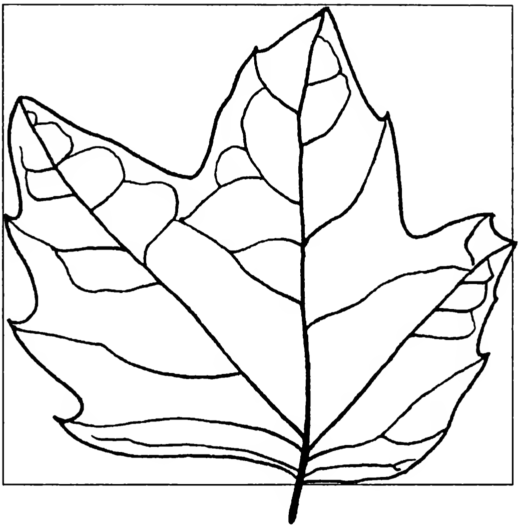


Рис. 1. Схема листовой пластинки *Platanus acerifolia*.
По горизонтали — ширина, по вертикали — длина.

ланы масштабные фотографии кроны дерева с целью выявления возможной приуроченности различных морфотипов листьев к определенным участкам побегов. Гербарный материал собирался с определенного дерева, побега, этикетировался. Анализ морфологической изменчивости листьев проводился для каждого побега в отдельности, обеспечивая таким образом повторяемость результатов, затем данные обобщались.

При описании основных морфологических признаков листа использовались термины, предложенные А. А. Федоровым с соавт. (1956), общий план жилкования и характер зубчатости описаны в терминах L. Hickey (1973) и D. Dilcher (1974). Отношение длины листовой пластинки к ее ширине рассчитывалось исходя из максимальной длины и ширины пластинки вне зависимости от того, на какую часть листа они приходятся (рис. 1).

## Результаты исследования

**Общая характеристика листовой пластинки.** Листья, расположенные по периферии и внутри кроны, значительно различаются по своей текстуре. Невооруженным глазом определяется более выраженная толщина пластинки у листьев, расположенных по периферии кроны. Эти листья имеют также более плотные листовые пластинки с относительно более мощно развитыми жилками, сильно выраженным опушением, формирующим у листьев, расположенных на вершине побега, густой «войлочный» покров. Листья, развивающиеся внутри кроны, имеют тонкую, бумажистую текстуру, тонкую сеть жилкования.

**Форма листовой пластинки.** Значительное разнообразие морфотипов листовой пластинки показано для многих видов платана, однако *P. acerifolia* отличается наибольшим размахом изменчивости признаков листа. Вариационный ряд, составленный по форме листовой пластинки, у этого вида включает весь спектр форм, присущих роду *Platanus* в целом — от цельных листовых пластинок до лопастных с различной степенью выраженности лопастности (табл. I; рис. 2).

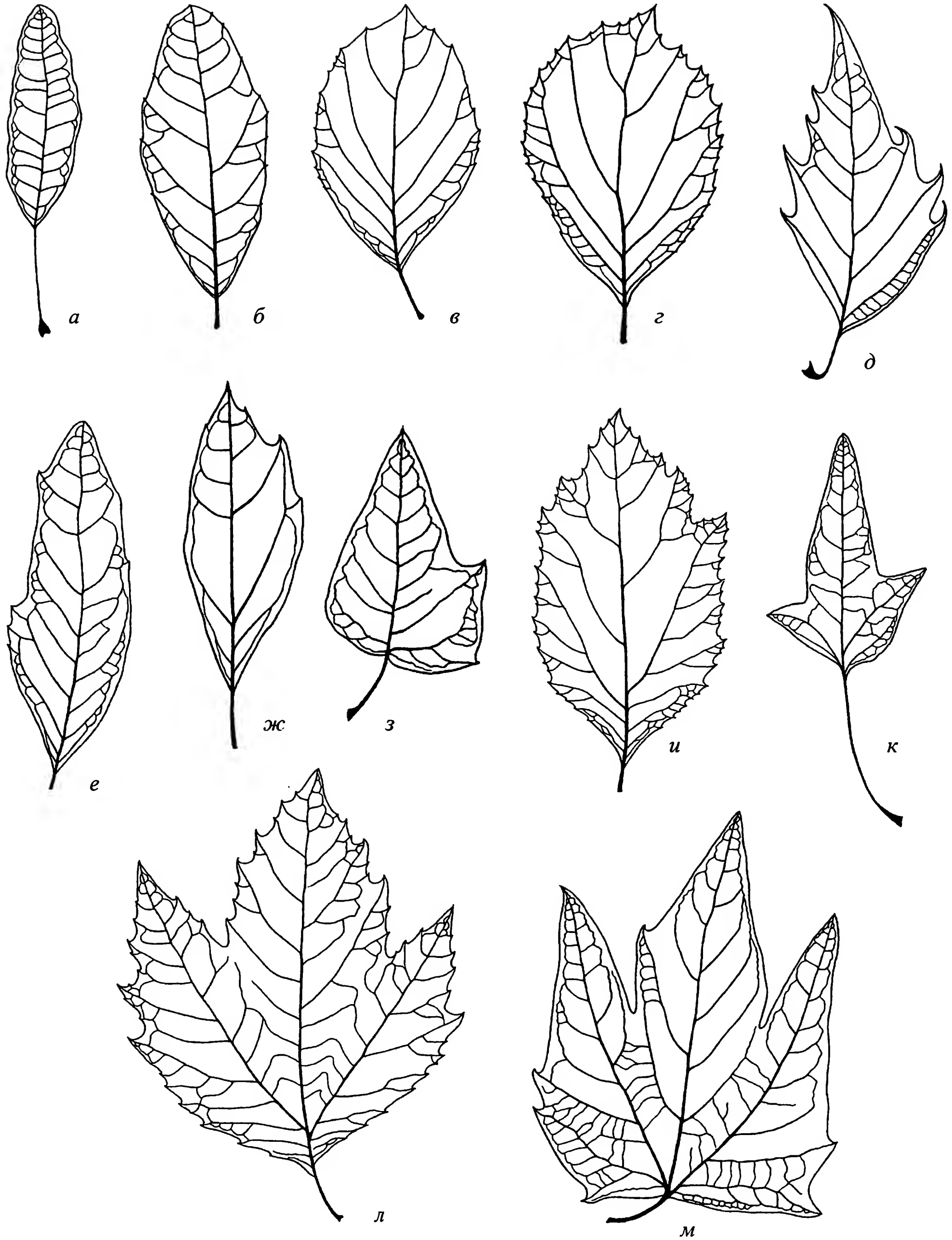


Рис. 2. Морфологическая вариабельность листьев *Platanus acerifolia.*

*а—р*: см. пояснения в тексте.

По общей форме листовой пластинки можно выделить следующие основные морфотипы.

1. Цельные листовые пластинки с перистым краспедодромным (в случае зубчатого края пластинки листа) или камптодромным (в случае цельного края пластинки листа) жилкованием (табл. I, *4*, *7*, *8*; рис. 2, *а—ж*). Листья этого морфотипа рас-

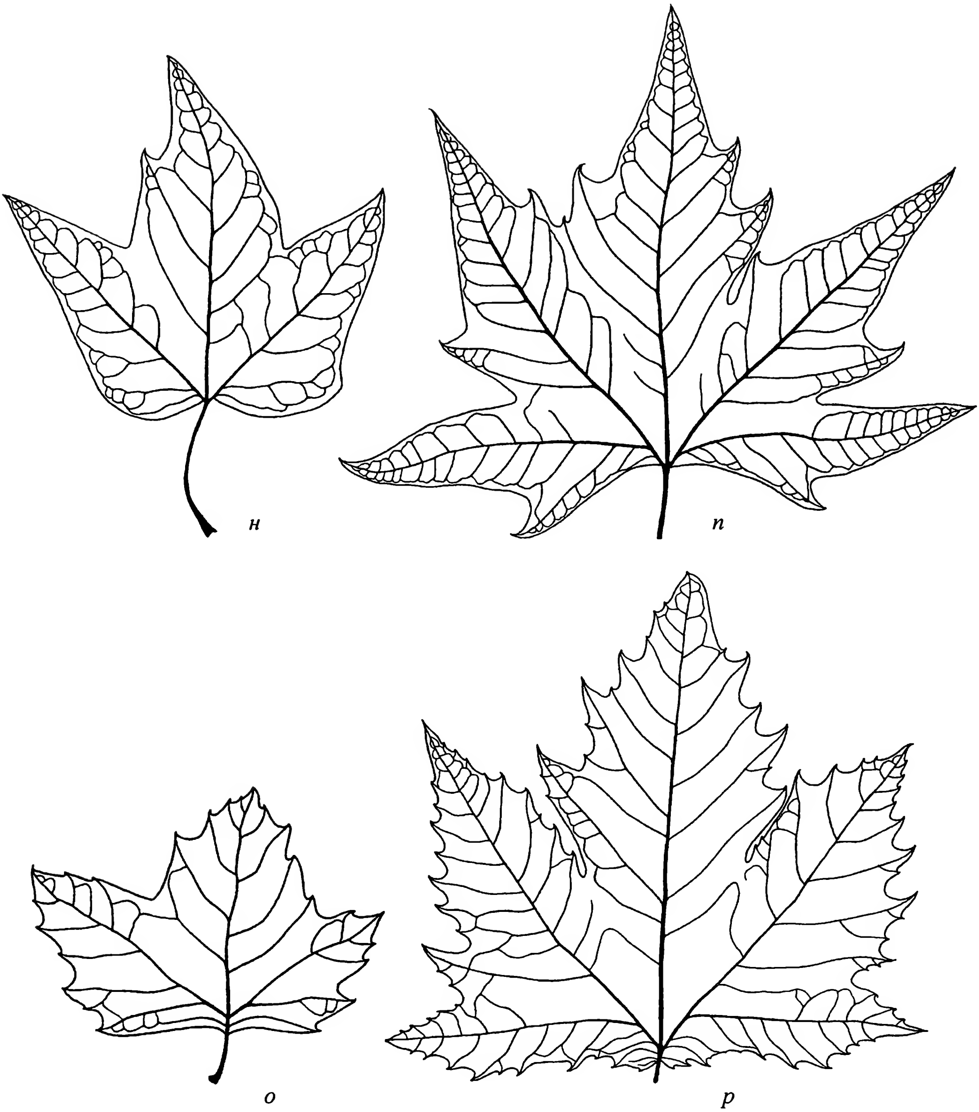


Рис. 2 (*продолжение*).

полагаются исключительно в глубине кроны, как правило, в основании побегов (рис. 3). В пределах этого морфотипа выделяется 2 группы. Первая включает листья с продолговатыми или продолговато-эллиптическими листовыми пластинками с равными по мощности вторичными жилками (табл. I, *8*; рис. 2, *а*, *б*, *д*—*ж*). Отношение длины листовой пластинки к ее ширине равно 2.4—3.5. Вторая группа объединяет листья с эллиптическими или яйцевидными листовыми пластинками, у которых одна-две пары вторичных жилок имеют многочисленные базископические ответвления (табл. I, *4*; рис. 2, *в*, *г*, *и*). В отличие от лопастных листьев, где, как правило, наиболее развита бывает первая снизу пара вторичных жилок (базальные жилки), у этих листьев наиболее развитыми могут быть вторичные жилки второй, третьей и четвертой пар. Максимальная длина таких листьев достигает 15 см, ши-

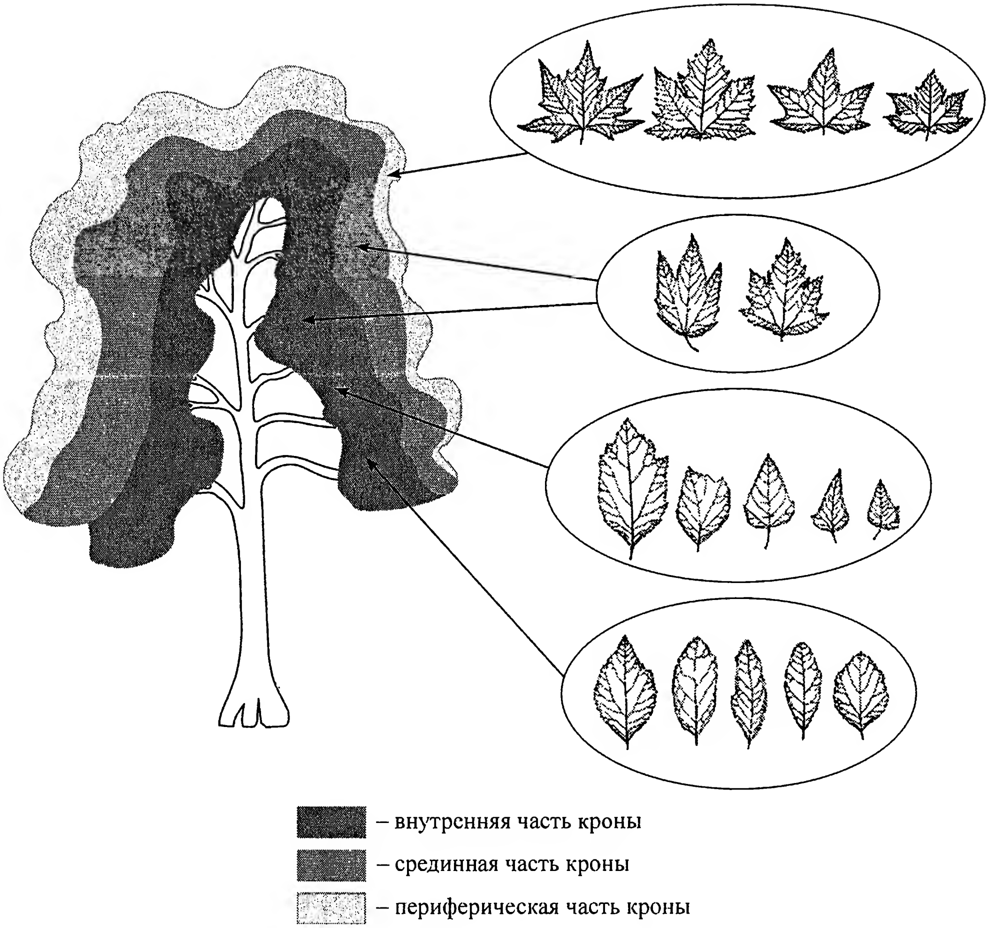


Рис. 3. Распределение морфотипов листьев *Platanus acerifolia* в кроне дерева.

рина — 8 см. Отношение длины листовой пластинки к ее ширине у листьев этой группы равно 1.6—1.9.

Среди листьев этой группы выделяются морфотипы с асимметрично развитыми половинами пластинок (рис. 2, *ж*).

2. Асимметричные листовые пластинки с формирующейся лопастью только с одной стороны. Степень развития лопасти различна (табл. I, *5*, *6*; рис. 2, *з*). Листья этого морфотипа преимущественно располагаются внутри кроны, в центральной части побега (рис. 3). Максимальная длина таких листьев достигает 9 см, ширина — 6 см. Отношение длины листовой пластинки к ее ширине у листьев этой группы равно 1.1—1.5.

3. Лопастные листовые пластинки с различной глубиной синусов между лопастями, цельным или зубчатым краем (табл. I, *1*—*3*; рис. 2, *к*—*р*). Листья этого морфотипа являются доминирующими для *P. acerifolia*. Они располагаются в основном по периферии, а также составляют основную массу листьев центральной части кроны (рис. 3). По форме листовой пластинки и положению в кроне можно выделить 2 группы. Первая объединяет листья, располагающиеся в центральной части кроны, у которых длина листовой пластинки превышает ее ширину (табл. I, *3*;

рис. 2, *к—м*). Отношение длины листовой пластинки к ее ширине у листьев этой группы равно 1.1—1.6. Вторая группа включает листья, составляющие внешнюю поверхность кроны и имеющие пластинки, у которых ширина в той или иной степени превышает их длину (табл. I, *1*, *2*; рис. 2, *о—р*). Отношение длины листовой пластинки к ее ширине у листьев этой группы равно 0.7—0.8. Максимальная длина таких листьев достигает 17 см, ширина — 22 см.

**Основание листовой пластинки.** Форма основания листовой пластинки у *P. acerifolia* подвержена значительным вариациям (табл. II, *1—3*). Листья первой группы морфотипа 1 (цельные листья с продолговатыми листовыми пластинками с равными по мощности вторичными жилками) характеризуются относительно стабильной формой основания (слабо клиновидное или округлое, табл. II, *7*, *8*). Лопастные формы наряду с такими считающимися типичными для платана формами основания, как клиновидное (табл. I, *4*, *5*) и усеченное (табл. I, *3*), имеют следующие вариации: сердцевидное (рис. 2, *н*), неравностороннее (асимметричное) (табл. II, *3*; рис. 2, *л*), пельтатное, а также основание с оголенными жилками (при базальном типе отхождения базальных жилок) (табл. II, *1*). Нередко в основании листовой пластинки развиваются небольшие базальные лопасти.

**Верхушка листовой пластинки.** Листья первой группы морфотипа 1 большей частью имеют округлую верхушку листовой пластинки (рис. 2, *а*, *б*). Все остальные морфотипы характеризуются заостренными верхушками пластинки.

**Край листовой пластинки.** Край листовой пластинки *P. acerifolia* отличается значительным разнообразием. Во всех 3 выделенных морфотипах отмечаются как цельнокрайние листья (табл. II, *8*), так и листья с зубчатым краем. Зубцы различны по форме и размерам. Преобладает вогнуто-выпуклая форма зубцов с заметным превышением по длине апикальной стороны зубца по сравнению с базальной (табл. II, *4*). Вершины зубцов такого типа в разной степени заостренные, нередко несущие на конце острие выходящей из зубца жилки. Встречаются листья с невысокими округлыми зубцами (табл. II, *5*), иногда оканчивающиеся папилловидными утолщениями, похожими на железки. Наряду с вогнуто-выпуклыми зубцами встречены и вогнуто-вогнутые зубцы (табл. II, *7*). У большинства листьев зубцы развиваются на окончаниях вторичных жилок или их базископических ответвлениях, однако имеются варианты, когда между крупными зубцами располагается несколько более мелких зубчиков. Также отмечены проявления двойной зубчатости, когда на спинке более крупного зубца развивается маленький зубчик.

Значительные различия наблюдаются по частоте расположения зубцов. Встречены варианты неравномерного распределения зубцов по линии края пластинки. Так, цельнокрайние листья могут иметь 1—2 зубца (рис. 2, *ж*), также зубцы могут располагаться только в верхней половине листовой пластинки, а нижняя часть остается цельнокрайней. В случае более или менее равномерного распределения зубцов по линии края наблюдаются вариации в частоте их расположения — от 1 до 4 зубцов на 1 см длины края.

**Жилкование.** Цельные листья *P. acerifolia* характеризуются перистым камптодромным (в случае цельнокрайних листьев — рис. 2, *а*) или перистым краспедодромным (в случае листьев с зубчатым краем пластинки — рис. 2, *д*) жилкованием. Часть цельных листовых пластинок обладает смешанным типом жилкования, так как среди них нередко встречаются формы с нерегулярным развитием зубчатости края (рис. 2, *б*, *е*), а также с развитием зубцов лишь в верхней части листовой пластинки. Основным типом иннервации лопастных листьев является актинодромное (палинактинодромное) жилкование.

У всех листьев независимо от формы листовой пластинки наблюдается относительно мощное развитие главной жилки. Она более или менее прямая на протяжении примерно двух третей длины, однако в верхней части пластинки главная жилка, как правило, извилистая. Мощность главной жилки постепенно уменьшается на ширину отходящей от нее вторичной жилки.

Листья *P. acerifolia* различаются по способу отхождения базальных жилок и степени их развития. Среди лопастных листьев с развитыми базальными жилками около 60 % составляют листья с супрабазальным типом жилкования (рис. 2, *л*, *м*, *о*, *р*), доля листьев с базально отходящими базальными жилками (рис. 2, *н*, *п*) составляет 40 %. Базальные жилки могут быть равными по мощности главной, многократно базископически и акроскопически ветвящимися или неотличимыми по мощности от вторичных жилок с редкими ответвлениями. Угол нахождения базальных жилок варьирует от 30 до 80°. Базископические ответвления базальных жилок могут заканчиваться краспедодромно или брахидодромно. В зависимости от формы листовой пластинки и угла отхождения базальных жилок участки листовой пластинки, располагающиеся книзу от жилки (померии), имеют различные размеры. В случае развития более или менее крупных помериев они иннервируются базископическими ответвлениями базальных жилок, а также инфрабазальными жилками (рис. 2, *л*, *р*). Инфрабазальные жилки развиваются у листьев с супрабазальным типом отхождения базальных жилок и клиновидным основанием листовой пластинки.

Вторичные жилки очередные, дуговидные, их число колеблется от 3 до 9 пар. В развитии сети третичного жилкования имеются существенные вариации. Часть листьев имеет достаточно мощные лестничные или разветвленно-лестничные третичные жилки (табл. II, *6*, *8*), другая часть характеризуется менее развитыми третичными жилками, практически равными по толщине жилкам следующих порядков, формирующими сетчатый тип жилкования (табл. II, *7*). Жилки более высоких порядков образуют густую сеть из замкнутых полигональных ячеек.

## Обсуждение результатов

Как отмечалось выше, проблема идентификации меловых листьев платанового облика еще далека от успешного разрешения. На основании их сходной морфологии достаточно трудно достоверно определить родовую, а часто и семейственную принадлежность. Таксономическое разнообразие платановых в меловую эпоху оказывается, очевидно, существенно завышенным в результате выделения новых таксонов на основании незначительных отклонений в развитии морфологических признаков. Так, в работах конца XVIII—начала XIX в. встречались определения в одном местонахождении мелового возраста нескольких незначительно морфологически различающихся видов «платанов», диагнозы которых часто перекрывались (например, Hollick, 1930, и др.). Такие определения требуют детальной ревизии с привлечением всех доступных современных методик, способствующих выявлению большего числа макроморфологических и микроструктурных признаков листа. Очевидно, что систематическая диагностика меловых листовых остатков платанового облика требует новых подходов к решению проблемы.

Возникнув в раннем мелу, типичный для современного платана морфотип лопастного листа при его существенной вариабельности остается до настоящего момента в общих чертах неизменным. Листья такого типа сопровождают весь геологический путь развития платаноидных растений — от момента зарождения (поздний ранний мел), через стадию максимального расцвета (поздний мел) и до настоящего времени, когда фактически остался единственный представитель некогда обширного семейства. Такая ситуация является прекрасной иллюстрацией положения, ранее высказанного В. А. Красиловым (1976), о сочетании высокой степени изменчивости листьев с их эволюционным консерватизмом. Гипотезы причин сохранения стандартной морфологии в течение значительного периода времени (морфологического стазиса) могут быть получены в палеонтологических исследованиях, где концепция морфологического вида занимает прочное положение, а морфологический стазис в сущности приравнивается эволюционному стазису.

Ранее было показано, что полиморфные, внешне сходные с платановыми, листья ассоциируют с различными репродуктивными структурами, принципиально отличающимися от таковых у современного платана, и на основании микроструктурных признаков отнесенными к семействам *Platanaceae* (Krassilov, Shilin, 1995; Маслова, Герман, 2006), *Hamamelidaceae* (Маслова, Герман, 2004), а также совмещающими признаки этих двух семейств (Maslova et al., 2005). Таким образом, в определенном временно́м интервале (с позднего альба—сеномана до по крайней мере раннего палеоцена) листья платанового облика ассоциировали как с платановыми, гамамелидовыми, так и с соцветиями, совмещающими признаки этих двух семейств.

В связи с тем что присутствие современного рода *Platanus* в меловом периоде диагностировалось только по остаткам листьев и не было подтверждено находками репродуктивных органов, вопрос о существовании платанов в мелу обсуждался начиная с работ J. Wolfe (1973) и Красилова (1976). Исследованиями последних лет показано, что по репродуктивным органам *Platanus* известен лишь начиная с палеоцена (Маслова, 1997; Kvaček et al., 2001). Следовательно, многочисленные находки меловых листьев платанового облика неправомерно относить к современному роду *Platanus*, как, впрочем, и ни к какому другому роду системы современных растений. В результате недавно проведенного анализа, базирующегося в основном на том факте, что присутствие современного рода в меловых отложениях не подтверждается находками репродуктивных структур, было предложено для меловых и раннепалеогеновых листьев, обладающих типичной для ныне живущих платанов морфологией, использовать родовое название *Ettingshausenia* Stiehler морфологической классификации листьев с типовым видом *E. cuneifolia* (Bronn) Stiehler (Маслова и др., 2005).

Наряду с типично платановыми признаками строения листа *Ettingshausenia* проявляет ряд признаков, свойственных листьям некоторых *Hamamelidaceae* (Герман, 1989; Маслова, Герман, 2004). Известны и другие ископаемые роды по листьям (Головнева, 1994; Маслова, 2002), совмещающие в себе признаки, характерные как для представителей *Platanaceae*, так и *Hamamelidaceae*. Также для ископаемых соцветий была отмечена комбинация морфологических признаков репродуктивной сферы, присущих этим обоим семействам (Maslova, 2003; Maslova et al., 2005; Маслова и др., 2007). На основании имеющихся палеоботанических данных было высказано предположение о происхождении семейств *Platanaceae* и *Hamamelidaceae* от общей полиморфной группы и подтверждена целесообразность отнесения их к одному порядку *Hamamelidales* (Тахтаджян, 1987), в противовес недавно высказанному основанному на молекулярно-генетических данных (Angiosperm Phylogeny Group, 2003) мнению о родстве *Platanaceae* с *Proteales*, а *Hamamelidaceae* — с *Saxifragales*.

Высокая степень полиморфизма меловых листьев платанового облика сама по себе является для них диагностическим признаком. Недавние исследования больших монотопных выборок меловых листьев платанового облика (Моисеева, 2003; Moiseeva et al., 2004) показали значительную степень вариабельности листовых признаков (было выделено 3 листовых морфотипа) и позволили составить гипотетическую реконструкцию годичного побега. Изучение вариационных рядов листовых признаков выявило принадлежность различных морфотипов листьев одному виду, в то время как взятые по отдельности эти листья могли бы быть отнесены к различным родам и даже семействам. Исследования М. Г. Моисеевой были проведены на материале «*Platanus*» *raynoldsii* Newberry emend. R. W. Brown (позднее была выделена новая комбинация *Ettingshausenia raynoldsii* (Newberry) Moiseeva; Моисеева, 2007) из маастрихтских отложений Корякского нагорья и являются фактически пионерными в этой области. Идея необходимости изучения морфологической изменчивости ископаемых листьев (в частности, меловых листьев платанового облика) с целью более точной их идентификации и наименования не нова (Герман, Головнева, 1988), однако она все еще недостаточно реализована в палеоботанических исследованиях. Представление о морфологической изменчивости ископаемых листьев в значительной мере зависит от степени изученности таковой у близких современных аналогов.

**Форма листовой пластинки и текстура листа.** Морфологическая изменчивость листьев современных видов рода *Platanus* ранее обсуждалась в ряде работ (Henry, Flood, 1919; MacGinitie, 1937; Suzuki, 1958; Santamour, 1972; Шкарлет, 1979; Nixon, Poole, 2003). Было показано, что среди современных платанов встречаются виды, для которых характерны как исключительно цельные (*P. kerrii* Gagnep.), так и преимущественно лопастные листовые пластинки. Наши наблюдения показали, что среди всех видов платана *P. acerifolia* обладает наибольшей вариабельностью листа, демонстрируя весь спектр характерных для рода в целом морфологических признаков. Исследованиями F. Santamour (1972) была показана возможность межвидовой гибридизации у *Platanus* с получением в разной степени жизнеспособного потомства. Нет оснований для исключения вероятности роли гибридизации в процессе видообразования платаноидных растений и в геологическом прошлом, поэтому исследования полиморфного *P. acerifolia* могут стать хорошей моделью для более достоверной диагностики палеоботанического материала.

Выявленное нами разнообразие морфотипов листьев *P. acerifolia* представлено на рис. 2 и 3. В кроне дерева в процентном отношении преобладают лопастные формы (около 60 %), асимметричные (с одной лопастью) и цельные листья составляют около 25 и 15 % соответственно. Ранее считалось, что цельные листья имеет лишь один вид платана — *P. kerrii*, произрастающий во Вьетнаме и Лаосе, у других видов рода такие листья являются тератоморфными, растущими только на прикорневых побегах (волчках). Наши исследования показали, что цельные листовые пластинки имеются и на обычных побегах *P. acerifolia*, но их расположение приурочено к внутренним частям кроны дерева, большей частью в основаниях побегов, т. е. такие листья развиваются в кроне в условиях большого затенения. Среди цельных листьев нередки формы с асимметричными листовыми пластинками. Асимметрия проявляется в неравном развитии половин листовых пластинок. С одной стороны, такие листья несколько сходны по форме с листьями рода *Hamamelis* (*Hamamelidaceae*), с другой — напоминают боковые листочки сложного листа палеоценового рода *Platanites*, отнесенного к сем. *Platanaceae*. Более того, во внутренней части кроны нами обнаружены годичные побеги, внешне напоминающие лист рода *Platanites*: терминальный лист побега имеет типичную лопастную форму, а два боковых сближенных листа — асимметричную.

Лопастные листовые пластинки различаются по отношению длины пластинки к ее ширине (1.1—1.6 и 0.7—0.8), по глубине синусов между лопастями, по степени развития зубчатости. A. Henry и M. Flood (1919), анализируя морфологию лопастных листьев *Platanus*, указывали на широкую вариабельность многих признаков (основание, верхушка, край листовой пластинки, тип зубчатости) и выделили как наиболее константный признак глубину синусов между лопастями. K. Suzuki (1958) также отмечал, что глубина синусов между лопастями является достаточно стабильным признаком у платанов. Однако есть мнение (MacGinitie, 1937), что глубина лопастей зависит от освещения и температуры. Автор отмечает, что платаны с глубоко лопастными листьями (*P. orientalis*, *P. racemosa* Nuttall, *P. wrightii* Watson) обитают на открытых руслах рек, в хорошо освещенных, достаточно сухих местах, в то время как *P. occidentalis*, у которого лопасти менее выражены, чаще встречается во влажных, затемненных местообитаниях. Нами отмечена следующая закономерность в расположении в кроне *P. acerifolia* разных морфотипов лопастных листьев — более глубоко рассеченные листья расположены в основном ближе к периферии кроны, т. е. в более освещенных участках кроны, в то время как морфотипы с менее выраженными или с намечающимися лопастями наблюдаются в глубине кроны.

Вариабельность формы листовых пластинок в пределах одной особи проявляется как на побегах текущего года, так и на многолетних, а также на обычных и прикорневых побегах (волчках). Причем спектр форм пластинок листа в общих чертах повторяется на различных типах побегов, несколько отличаясь в зависимости от расположения самого побега в кроне дерева. Так, годичные побеги, расположенные внутри кроны, несут в основании цельные формы листьев, ближе к вершине побега — асимметричные и лопастные, в то время как на таких же побегах, расположенных на периферии кроны, цельные морфотипы практически отсутствуют. Таким образом, выявляется тенденция формирования у *P. acerifolia* цельных листовых пластинок в условиях большего затенения и соответственно меньшего нагревания, иссушения и воздействия ветра. Сильное колебание показателей комплекса экологических факторов, воздействующих на различно расположенные листья в кроне крупных деревьев, и как следствие вариабельность морфологических характеристик органов растения описаны на современных таксонах (Шенников, 1950; Серебряков, 1952; Горышина, 1979; Лотова, 2000). Влияние нескольких различных экологических условий на развитие листьев в кронах крупных деревьев проявляется и в различной текстуре листьев, а также отражено в особенностях строения эпидермы (полученные нами данные, касающиеся строения эпидермы *P. acerifolia*, будут изложены в отдельной публикации).

Листья, находящиеся в разных частях кроны дерева (центральная и периферическая части), характеризуются разной степенью освещенности, нагрева, воздействия воздушных потоков. Кроме этого, листья разных высотных ярусов находятся в неодинаковых условиях водоснабжения ввиду того, что поступление воды в верхние ярусы затруднено в связи с необходимостью преодоления растением силы тяжести. Таким образом, существующие горизонтальный и вертикальный градиенты экологических факторов определяют разнообразие макроморфологических и микроструктурных признаков листьев в кроне одного дерева, что в самой общей форме отражено в законе В. Р. Заленского (1904), согласно которому верхние листья крупных растений имеют в целом более ксероморфный характер, чем средние, и тем более нижние листья. Размерные характеристики зрелых листьев одного дерева в целом также подчиняются этому закону — более крупные пластинки имеют листья, расположенные в основании и центральной части побегов, более мелкие — на верхушке побега.

Применительно к палеоботаническим исследованиям эти данные могут быть использованы при анализе выборок ископаемого листового материала с точки зрения морфологической вариабельности признаков. Так, например, найденные в ископаемом состоянии различные морфотипы листьев, аналогичные тем, что встречены в пределах одной особи у *P. acerifolia*, взятые по отдельности, могут быть отнесены к различным родам и даже семействам цветковых растений, и лишь восстановление полного вариационного ряда морфологических признаков листа может способствовать объединению этих находок в один вид. Отметим также, что амплитуда колебания значения морфологических признаков в пределах одного организма в целом близка к их варьированию в пределах популяции (Мамаев, 1969).

**Основание и верхушка листовой пластинки.** Форма основания лопастных и асимметричных (с одной лопастью) листовых пластинок *P. acerifolia* сильно варьирует и может быть клиновидной, усеченной, сердцевидной, неравносторонней. Нередки листья с оголенными основаниями базальных жилок, а также пельтатные формы. Клиновидная и усеченная форма являются наиболее распространенными формами основания пластинок листа у платанов. Неравностороннее основание также довольно часто встречается у листьев *P. acerifolia*, причем как у лопастных, так и у цельных форм. Такая форма основания характерна для листьев некоторых родов сем. *Hamamelidaceae*, в частности для *Hamamelis*, *Parrotia*, *Parrotiopsis* и др. Как правило, листья *P. acerifolia*, имеющие неравностороннее основание, характеризуются также типичным для гамамелидовых промежуточным между краспедодромным и брохидодромным жилкованием. Значительно реже встречена пельтатная форма основания листовой пластинки, причем степень выраженности щитка может быть различной — от небольшого, лишь слегка изменяющего клиновидную форму основания, до довольно массивного, с развитым жилкованием и зубчатым краем. Наличие или отсутствие щитка является варьирующим признаком и у других современных видов платана. В диагностике меловых формальных родов платановых наличие щитка является одним из диагностических признаков. Так, непельтатные листья обычно относят к родам *Credneria* или *Platanus*, а пельтатные — к родам *Protophyllum* или *Pseudoprotophyllum*. Вероятно, при определении родовой принадлежности таких листьев необходимо руководствоваться не наличием или отсутствием признака, а частотой его проявления.

**Край листовой пластинки.** Среди современных платанов встречаются виды, для которых характерны преимущественно цельнокрайние листовые пластинки, с доминированием зубчатого края, а также виды, имеющие как цельнокрайние, так и зубчатые морфотипы. Последний вариант типичен для *P. acerifolia*.

Морфологическая изменчивость краевой зубчатости листа *P. acerifolia* выражается в частоте расположения зубцов по краю пластинки, их форме, размерах и высоте. В классификации краевых зубцов листа (Hickey, 1973) наиболее характерные для платанов зубцы отнесены к вогнуто-выпуклому типу. У листьев *P. acerifolia* наряду с вогнуто-выпуклыми встречены также низкие округлые зубцы, характерные для листьев таких гамамелидовых, как *Hamamelis*, *Parrotia*, *Shaniodendron*, а также мелкие зубцы, представляющие собой окончания жилок. Вогнуто-вогнутая форма зубцов также весьма типична для листьев *P. acerifolia*. Отметим, что характер зубчатости может несколько меняться в зависимости от возрастной стадии листа. У молодых листьев зубцы невысокие и часто имеют характерные папилловидные утолщения. Кроме того, у листьев платана отмечается «двойная» зубчатость, когда спинка крупного зубца несет более мелкий зубчик.

**Жилкование.** Как правило, цельные листья *Platanus* характеризуются перистым камптодромным (брохидодромным) жилкованием, лопастные — актинодромным (палинактинодромным). Наиболее характерные для рода лопастные листья отличаются различной степенью развития базальных жилок. Они могут быть равными по мощности главной жилке, многократно акроскопически и базископически ветвящимися или неотличимыми по мощности от вторичных жилок. Нами показано значительное варьирование угла отхождения базальных жилок у *P. acerifolia*, что не согласуется с результатами исследований О. Д. Шкарлет (1979), в которых сделан вывод о минимальной степени изменчивости этого признака и соответственно его важном таксономическом значении.

Базископические ответвления базальных жилок могут заканчиваться краспедодромно или брохидодромно. Традиционно считается, что одним из основных диагностических признаков листьев платана является супрабазальное отхождение базальных жилок. Однако более детальное изучение морфологии листьев этого рода показывает, что случаи отхождения базальных жилок от основания листовой пластинки далеко не единичны для платана. Нередки для платана и формы с оголенными базальными жилками, что является характерным признаком для рода *Parrotia* и *Parrotiopsis* (*Hamamelidaceae*).

Отдельные морфотипы *P. acerifolia* отличаются особым типом жилкования, описанным ранее Н. Т. Скворцовой (1975) для листьев *Hamamelidaceae*. Этот тип жилкования был назван Скворцовой перисто-петлевидно-краебежным и рассматривался автором как промежуточный между краспедодромным и брохидодромным. При этом типе жилкования несколько нижних пар жилок петлевидно соединяются между собой, а вторичные жилки в верхней части листа заканчиваются в зубцах. Соотношение брохидодромно и краспедодромно соединяющихся жилок у разных родов может быть различным. Так, у *Fothergilla* лишь одна нижняя пара жилок петлевидно соединяется с последующей парой, а остальные вторичные жилки заканчиваются в зубцах. У группы родов *Sycopsis—Distylium—Eustigma* лишь 1—3 пары вторичных жилок в верхней части листа идут в зубцы, тогда как большинство пар вторичных жилок соединяется между собой петлевидно. По мнению Скворцовой, этот тип жилкования присущ только листья родов *Hamamelidaceae*, однако, как показали наши исследования, такой морфотип характерен и для *P. acerifolia*. Подобные особенности жилкования отмечены также у палеоценового рода *Ushia* Kolak., проявляющего сходство с третичным и современным *Nothofagus* (Krassilov et al., 1996).

При характеристике третичного жилкования для листьев платановых чаще всего используются термины «лестничное» или «ветвисто-лестничное» жилкование. Как правило, третичное жилкование у листьев платана четко выраженное. Однако известно (Шенников, 1950; Горышина, 1979; Лотова, 2000), что степень развития третичных жилок в значительной мере зависит от экологических факторов. Наиболее отчетливо третичное жилкование выражено у листьев, имеющих более грубую текстуру и значительно опушенных. В то же время листья с более тонкой бумажистой текстурой имеют слабо выраженную сеть третичного жилкования. У таких морфотипов третичные жилки могут практически не отличаться по мощности от жилок следующих порядков.

## Выводы

1. На материале современного вида *P. acerifolia* выявлена значительная морфологическая изменчивость листьев, охватывающая практически все макроморфологические признаки листа; выделено 3 основных морфотипа листовых пластинок.

Выделенные морфотипы приурочены к различным участкам кроны дерева и зависят от характеризующих их специфических микроклиматических условий.

2. Данные о морфологической изменчивости листьев современного платана необходимо использовать при определении таксономической принадлежности меловых листьев платанового облика, что в той или иной мере позволит избежать необоснованного выделения новых родов платановых по листьям на основании комбинаций известных макроморфологических признаков.

3. У листьев *P. acerifolia* выявлена комбинация морфологических признаков, характерных как для платановых, так и для некоторых родов гамамелидовых. Ранее (Maslova, 2007) на примере современных и ископаемых представителей семейств *Platanaceae* и *Hamamelidaceae* было проиллюстрировано явление изоморфного полиморфизма, рассматриваемое как свидетельство структурного параллелизма в эволюции этих семейств.

## Благодарности

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00687), гранта президента Российской Федерации по поддержке молодых ученых кандидатов наук (№ МК-2669.2007.5), гранта PalSIRP Sepkoski Grants RUG1-1648-XX-06.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Вавилов Н. И.* Закон гомологических рядов и наследственной изменчивости // Сельское и лесное хозяйство. 1921. № 1. С. 84—89.

*Герман А. Б.* Новые покрытосеменные из коньякских отложений Северо-Западной Камчатки // Палеонтол. журн. 1989. № 2. С. 89—100.

*Герман А. Б., Головнева Л. Б.* Новый род позднемеловых платанообразных северо-востока СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1456—1467.

*Головнева Л. Б.* Новый род *Platimelis* в позднемеловых—раннепалеогеновых флорах Арктики // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 98—107.

*Горышина Т. К.* Экология растений. М., 1979. 368 с.

*Заленский В. Р.* Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Изв. Киевск. Политехн. Инст. Т. 4. 1904. 209 с.

*Красилов В. А.* Цагаянская флора Амурской области. М., 1976. 92 с.

*Лотова Л. И.* Морфология и анатомия высших растений. М., 2000. 528 с.

*Мамаев С. А.* О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости // Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1969. Вып. 64. С. 3—38.

*Маслова Н. П.* Род *Platanus* L. (*Platanaceae* Dumortier) в палеоцене Камчатки // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 88—93.

*Маслова Н. П.* Новое раннепалеогеновое растение семейства *Platanaceae* (по листьям и соцветиям) // Палеонтол. журн. 2002. № 2. С. 89—101.

*Маслова Н. П., Герман А. Б.* Новые находки ископаемых *Hamamelidales* и проблема филогенетических взаимоотношений платановых и гамамелидовых // Палеонтол. журн. 2004. № 5. С. 94—105.

*Маслова Н. П., Герман А. Б.* Совместна находка соплодий *Friisicarpus* nom. nov. (*Platanaceae*) и листьев платанового облика в сеномане Западной Сибири // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 103—106.

*Маслова Н. П., Кодрул Т. М., Теклева М. В.* Новое тычиночное соцветие *Bogutchanthus* gen. nov. (*Hamamelidales*) из палеоценовых отложений Амурской области, Россия // Палеонтол. журн. 2007. № 5. С. 1118—1137.

*Маслова Н. П., Моисеева М. Г., Герман А. Б., Квачек И.* Существовали ли платановые в меловом периоде? // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 98—110.

*Моисеева М. Г.* Морфологическая изменчивость листьев «*Platanus*» *raynoldsii* Newberry из маастрихта Корякского нагорья // Палеонтол. журн. 2003. № 3. С. 98—107.

*Моисеева М. Г.* Стратиграфическое значение маастрихтской флоры лагуны Амаам и флористические изменения у границы мела и палеогена в обрамлении Северной Пацифики // Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. М., 2007. 25 с.

*Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

*Скворцова Н. Т.* Сравнительно-морфологическое изучение представителей семейства *Hamamelidaceae* R. Br. и их филогенетические связи // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л., 1975. С. 7—24.

*Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

*Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. М.; Л., 1956. 302 с.

*Шенников А. П.* Экология растений. М., 1950. 375 с.

*Шкарлет О. Д.* Об изменчивости платанов // Бюл. Никит. бот. сада. 1979. Вып. 1. С. 33—36.

*Angiosperm* Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of the flowering plants: APG II. Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399—436.

*Dilcher D. L.* Approaches to the identification of angiosperms leaf remains // Bot. Rev. 1974. Vol. 40. N 1. P. 1—157.

*Henry A., Flood M. G.* The history of the London Plane // Proc. Roy. Arish. Acad. Sec. B. 1919. Vol. 35. N 2. P. 9—18.

*Hickey L. J.* Classification of the architecture of dicotyledonous leaves // Amer. J. Bor. 1973. Vol. 60. N 1. P. 17—34.

*Hollick A.* The Upper Cretaceous floras of Alaska // U. S. Geol. Surv. Prof. Paper. N 159. P. 1—123.

*Krassilov V. A., Makulbekov N. M., Maslova N. P. Ushia*, a Palaeocene angiosperm of *Nothofagus* affinities from the Lower Volga and Western Kazakhstan // Palaentographica. 1996. Bd 239B. Lfg. 4—6. S. 137—145.

*Krassilov V. A., Shilin P. V.* New platanoid staminate heads from the Mid—Cretaceous of Kazakhstan // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. Vol. 85. P. 207—211.

*Kvaček Z., Manchester S. R., Guo Shuang-xing.* Trifoliolate leaves of *Platanus bella* (Heer) comb. n. from the Paleocene of North America, Greenland, and Asia and their relationships among extinct and extant *Platanaceae* // Int. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162. N 2. P. 441—458.

*MacGinitie H. D.* The flora of the Weaverille Beds if Trinity County, California // Carnegie Inst. Washington Publ. 1937. Vol. 465. P. 83—151.

*Maslova N. P.* Extinct and extant *Platanaceae* and *Hamamelidaceae*: morphology, systematics, and phylogeny // Paleontol. J. 2003. N 5. Suppl. P. 467—589.

*Maslova N. P.* Isomorphic polymorphism in the Platanaceae and Altingioideae and the problem of their relationship // Paleontol. J. 2007. Suppl. 5.

*Maslova N. P., Golovneva L. B., Tekleva M. V.* Infructescences of *Kasicarpa* gen. nov. (*Hamamelidales*) from the Late Cretaceous (Turonian) of the Chulym-Enisey depression, western Siberia, Russia // Acta Paleobot. 2005. Vol. 45. N 2. P. 121—137.

*Moiseeva M. G., Kodrul T. M., Herman A. B.* Fossil leaves of «*Platanus*» *raynoldsii* Newberry from Tsagayan Formation in Amur River region // Proc. 3nd Symp. Cret. Biot. K/T Boubary, Heilongjiang River Area, China. 2004. P. 27—31.

*Nixon K. C., Poole J. M.* Revision of the Mexican and Guatemalan species of *Platanus* (*Platanaceae*) // Lundellia. 2003. N 6. P. 103—137.

*Santamour F. S.* Interspecific hybridization in *Platanus* // Forest Science. 1972. Vol. 18. N 3. P. 236—239.

*Suzuki K.* New Neogene species if *Platanus* from Japan // Sci. Rep. Fac. Art. Sci. Fukushima Univ. 1958. Vol. 7. P. 37—43.

*Wolfe J. A.* Fossil forms of *Amentiferae* // Brittonia. 1973. Vol. 25. N 4. P. 334—355.

## SUMMARY

A significant morphological variability is revealed in leaves of a recent species *Platanus acerifolia* Willd., three main morphotypes of leaf blades are distinguished from different parts of the tree crown. The concepts of the morhological variability of recent *Platanus* leaves are necessary to use in identification of Cretaceous platanoid leaves.

# СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.45-19 (1-924.82/.83) (470.442)

© С. Ю. Маракулина, С. В. Дегтева

## ЦЕНОФЛОРЫ СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГОВ СРЕДНЕЙ И ЮЖНОЙ ТАЙГИ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

S. Yu. MARAKULINA, S. V. DEGTEVA. CENOFLORAS OF DRY MEADOWS OF THE MIDDLE AND SOUTHERN TAIGA OF THE KIROV REGION

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс 8 (8212) 24-01-63
E-mail: sveta_marakulina@mail.ru, degteva@ib.komisc.ru
Поступила 21.03.2007
Окончательный вариант получен 12.07.07

Приведены результаты исследований ценофлоры суходольных лугов Кировской обл. в сравнении с флористическими комплексами луговых фитоценозов подзоны средней тайги Республики Коми. На исследованных лугах зарегистрировано 237 видов сосудистых растений из 138 родов и 36 семейств. При преобладании в сравниваемых ценофлорах видов бореальной широтной группы с севера на юг прослеживается закономерное увеличение количества полизональных видов. Меняется соотношение долготных элементов — на фоне превалирования евразиатских видов отмечено снижение участия растений голарктической и сибирской фракций при одновременном возрастании роли видов европейской группы. При абсолютном преобладании во флористических комплексах растений лугового фитоценотипа на лугах Кировской обл., особенно в пределах подзоны южной тайги, отмечено значительное участие видов сорной ценотической группы.

Ключевые слова: ценофлора, суходольные луга, Кировская обл.

На территории разных регионов европейского Северо-Востока России луга достаточно хорошо исследованы (Болотова, 1954; Хантимер, 1959; Котелина, 1959; Мартыненко, 1989, и др.). В то же время луговые сообщества сопредельной Кировской обл. до настоящего времени остаются относительно слабо изученными. Имеющиеся в доступной литературе сведения касаются преимущественно пойменных лугов. Так, И. П. Василевичем (1954) исследованы пойменные луга в пойме р. Вятки в окрестностях г. Кирова. Сведения о пойменных лугах южных отрезков бассейнов рек Вятка и Чепца приводятся в трудах геоботаников Казанского университета (Ерохин, 2003; Качалов, 2006). Первые данные о флоре Кировской обл. приводятся в немногочисленных работах натуралистов второй половины XIX—начала XX в. (Тарасова, 2003). Специальных сведений о видовом составе луговых сообществ в них нет. В более поздних научных трудах, где содержатся краткие сведения о травянистой растительности рассматриваемого региона (Александров, 1966; Сергиенко, 1983; Буш, 1984, 1989; Злобин и др., 1988; Тарасова, 1993; Баранова, 2000а, б; по: Тарасова, 2003), упоминания о ценофлоре лугов также отсутствуют. В целом анализ литературных источников показывает, что полной информации о флористической и ценотической структуре как пойменных, так и водораздельных лугов Кировской обл. на сегодняшний день нет. В свете изложенного получение новых данных о растительности и особенно о флористических комплексах лугов разных районов этой территории может рассматриваться как актуальная фундаментальная задача. Геоботаническое изучение сообществ травянистых многолетников, распространенных на водоразделах, имеет и практическую значимость. Эти сообщества традиционно используются как сенокосные и пастбищные угодья, сведения о продуктивности и видовом составе необходимы для оценки их качества. В 2005—2006 гг. нами начата планомерная инвентаризация материковых лугов Кировской обл. с целью выявления их типологического разнообразия и особенностей флористического состава. Обследованы главным образом настоящие суходольные луга, сформировавшиеся в результате деятельности человека, преимущественно на месте пашен. Они приурочены к склонам или относительно ровным участкам в пределах водораздельных пространств, где обычно развиты почвы легкого механического состава (супеси, легкие и средние суглинки). В предлагаемой вниманию читателей статье мы анализируем видовой состав сосудистых растений материковых лугов данного типа.

## Материалы и методика

Исследования проводили в подзонах средней (Нагорский, Подосиновский, Опаринский районы) тайги и южной (преимущественно в Оричевском, Слободском, Кирово-Чепецком районах) (рис. 1). Сбор полевого материала выполняли маршрутным методом (Миркин, 1974). Фитоценозы описывали на пробных площадях 100 м$^2$ (Понятовская, 1964). Для каждого сообщества детально выявляли видовое разнообразие высших растений, оценивали показатели общего проективного покрытия растений разных ярусов, определяли удельное обилие каждого зарегистрированного вида по шкале В. С. Ипатова (1998), учитывали высоту растений, фенофазу. Всего за период исследований было сделано 331 геоботаническое описание суходольных лугов и собрано 610 листов гербария. Сборы, документирующие результаты исследований, хранятся в гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO).

Определение растений выполнено преимущественно с использованием сводки «Флора Северо-Востока европейской части СССР» (1974, 1976а, б, 1977) и «Определителя Кировской области» (1975). Идентификация представителей родов *Pilosella*, *Rhinanthus* и *Thalictrum* проведена по «Определителю растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области)» (Цвелёв, 2000), родов *Galega* и *Geranium* — по «Флоре СССР» (Горшкова, 1945; Бобров, 1949). Латинские названия видов растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

Полученный массив геоботанических данных позволяет охарактеризовать флористические комплексы материковых лугов таежной зоны Кировской обл. Формационный анализ изученных ценофлор выполнен согласно методике, предложенной Н. В. Козловской (1978). Анализ жизненных форм проводили по системе И. Г. Серебрякова (1964). При отнесении видов к географическим группам опирались на данные «Флоры Северо-Востока европейской части СССР» (1974, 1976а, б, 1977). Отношение видов к общему богатству и влажности почв определяли по экологическим шкалам Л. Г. Раменского (Экологическая оценка.., 1956). Основные ценотические группы видов приняты согласно базе данных, содержащих сведения о флоре сосудистых растений Центральной России (Восточно-европейские леса, 2004), за исключением группы сорных растений. Последняя группа выделена

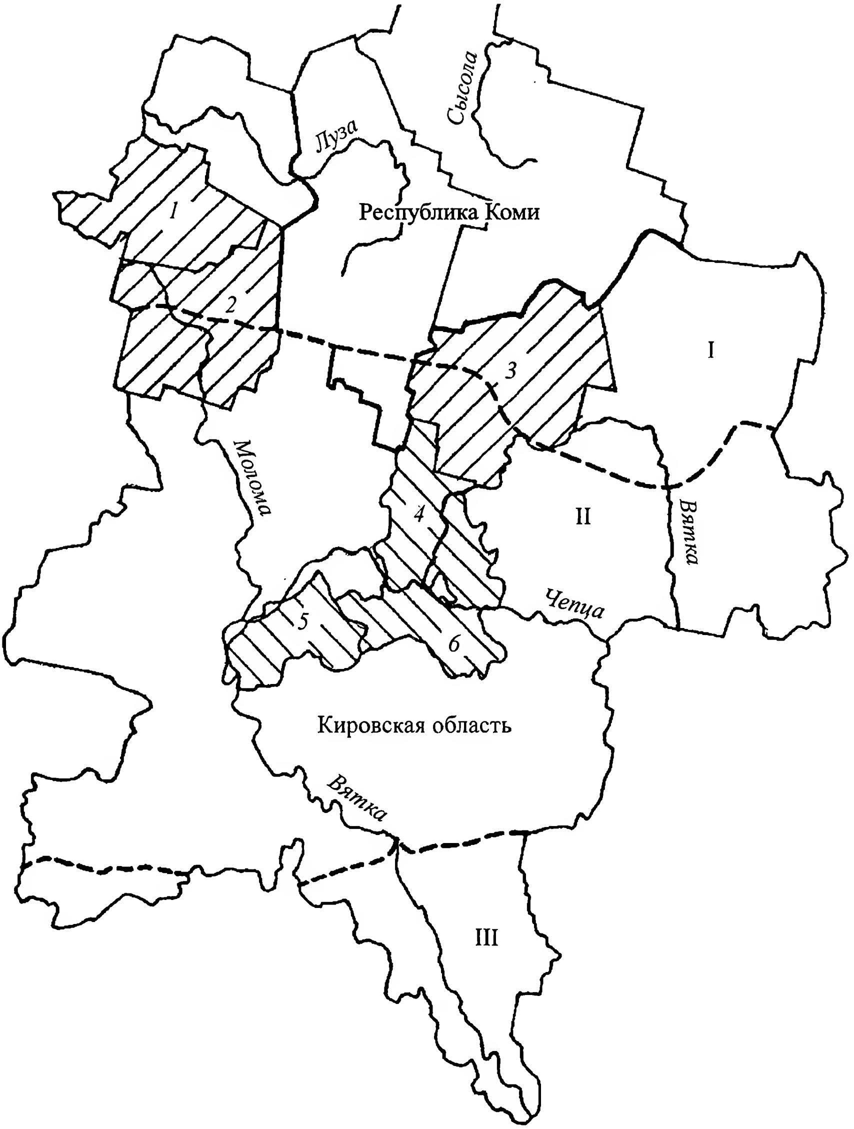


Рис. 1. Карта-схема районов исследований по «Атласу Кировской области» (1997).

Подзоны: I — подзона средней тайги, II — южной тайги, III — хвойных и широколиственных лесов. Районы административные: *1* — Подосиновский, *2* — Опаринский, *3* — Нагорский, *4* — Слободский, *5* — Оричевский, *6* — Кирово-Чепецкий.

на основании региональных флористических сводок (Флора Северо-Востока.., 1974, 1976а, б, 1977; Мартыненко, 1989). Данные обработаны статистически. Для определения степени сходства и различия таксономического состава рассматриваемых ценофлор был использован коэффициент Съеренсена—Чекановского (Шмидт, 1984).

## Результаты и обсуждение

В результате предварительной классификации собранного массива геоботанических описаний с позиций эколого-фитоценотического подхода (Шенников, 1940) в типе настоящих суходольных лугов нами было выделено 15 формаций, относящихся к 5 группам и 2 классам формаций. В пределах изученной территории довольно часто встречаются сообщества формаций Elytrigieta repentis, Phleeta pratensis, Fustuceta pratensis, Deschampsieta caespitosae, Alopecureta pratensis, Agrostieta tenuis и Dactylieta glomeratae, менее распространены фитоценозы синтаксонов Agrostieta giganteae, Festuceta rubrae, Anthoxantheta odorati, Herbeta ruderatae, крайне редки Nardeta strictae, Poeta angustifoliae, Brometa inermis и Festuceta regelianae.

Сравнение значений показателя видового богатства луговых формаций показало, что в подзоне средней тайги его максимальные величины характерны для формации *Phleeta pratensis* (96 видов), в южной тайге — для формации *Deschampsieta caespitosae* (130). Средние значения показателя видовой насыщенности в направлении с севера на юг в пределах таежной зоны Кировской обл. практически не изменяются и составляют 28 и 29 видов на 100 м$^2$ соответственно. Однако эти величины выше, чем в подзоне средней тайги Республики Коми, где, по данным В. А. Мартыненко (1989), среднее значение параметра составляет 25 видов на 100 м$^2$. Максимальная видовая насыщенность (31—35 видов на 100 м$^2$) зарегистрирована нами для сообществ формаций Agrostieta tenuis и Dactylieta glomeratae.

Обработка полученных данных позволила составить список растений, встречающихся на обследованных суходольных лугах. При дальнейшем анализе видового состава изученных сообществ разных подзон мы сочли целесообразным использовать термин ценофлора, под которым понимается объединение территориальной совокупности видов растений флористически и экологически однотипных сообществ (Юрцев, Камелин, 1991). Для определения региональной специфики флористического состава изученных луговых фитоценозов использованы имеющиеся в литературе сведения о флористических комплексах суходольных лугов юга подзоны средней тайги Республики Коми (бассейнов рек Луза и Сысола) (Мартыненко, 1989), а также некоторые данные о видовом составе лугов подзоны хвойных и широколиственных лесов Кировской обл. (Качалов, 2006).

Всего в суходольных луговых сообществах таежной зоны Кировской обл. зарегистрировано 237 видов сосудистых растений из 138 родов и 36 семейств. Это составляет около 16 % общего списка флоры сосудистых растений рассматриваемого региона, включающей, согласно последним данным (Тарасова, 2001), 1491 вид. В направлении с севера на юг наблюдается закономерное увеличение таксономического разнообразия (рис. 2).

Сравнение систематической структуры ценофлор изученных нами луговых сообществ подзон средней и южной тайги с данными о видовом составе лугов подзоны смешанных и широколиственных лесов Кировской обл. (Качалов, 2006) и средней тайги Республики Коми (Мартыненко, 1989) показало, что к числу наиболее богатых видами семейств во всех ценофлорах принадлежат *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*, *Scrophulariaceae*, *Lamiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Apiaceae*, *Ranunculaceae*, *Cyperacea* (табл. 1). Упомянутые таксоны, за исключением *Scrophulariaceae* и *Lamiaceae*, входят в десятку ведущих семейств флоры умеренной зоны северного полушария (Козловская, 1978). Усиление позиций норичниковых и губоцветных, скорее всего, связано с тем, что на суходольных лугах находят благоприятные для себя условия те их представители, которые принадлежат к числу сор-

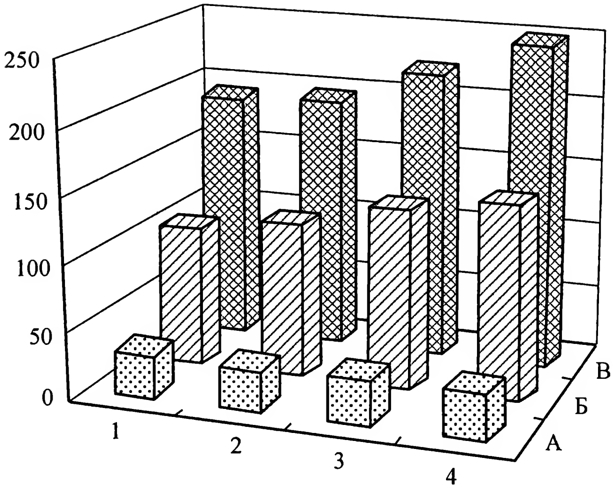


Рис. 2. Соотношение числа видов, родов и семейств в сравниваемых ценофлорах.

Подзоны: 1 — средней тайги Республики Коми (бассейны рек Луза и Сысола), 2 — средней тайги Кировской обл., 3 — южной тайги Кировской обл., 4 — смешанных и широколиственных лесов; А — число семейств, Б — число родов, В — число видов.

ных растений (*Veronica persica* Poir., *Galeopsis bifida* Boenn., *G. speciosa* Mill., *Lamium purpureum* L.).

При сходстве состава наиболее многовидовых семейств их ранги в ценофлорах суходольных лугов сравниваемых регионов оказались неодинаковы. Лишь семейства *Asteraceae* и *Poaceae* стабильно находятся на одном из трех первых мест.

ТАБЛИЦА 1

Спектры семейств, наиболее богатых по числу видов, в ценофлорах суходольных лугов Кировской обл. и Республики Коми

| Семейства | Подзона средней тайги Республики Коми (бассейны рек Луза и Сысола) (Мартыненко, 1989) | | | Кировская обл. | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | подзона | | | | | | | | |
| | | | | средней тайги | | | южной тайги | | | смешанных и широколиственных лесов (Качалов, 2006) | | |
| | число видов | | ранг | число видов | | ранг | число видов | | ранг | число видов | | ранг |
| | А | Б | | А | Б | | А | Б | | А | Б | |
| *Poaceae* | 31 | 17 | 1 | 17 | 8.9 | 2 | 20 | 9.1 | 2 | 22 | 9.0 | 3 |
| *Asteraceae* | 27 | 14 | 2 | 37 | 19.5 | 1 | 41 | 18.7 | 1 | 49 | 19.9 | 1 |
| *Caryophyllaceae* | 13 | 7 | 3 | 11 | 5.3 | 6 | 13 | 6.0 | 4—5 | 11 | 4.5 | 7 |
| *Fabaceae* | 9 | 5 | 6 | 15 | 7.9 | 4 | 19 | 8.7 | 3 | 27 | 11.0 | 2 |
| *Rosaceae* | 9 | 5 | 6 | 14 | 7.4 | 5 | 13 | 6.0 | 4—5 | 17 | 6.9 | 4 |
| *Scrophulariaceae* | 9 | 5 | 6 | 16 | 8.4 | 3 | 12 | 5.5 | 6 | 16 | 6.5 | 5 |
| *Ranunculaceae* | 9 | 5 | 6 | 8 | 4.2 | 8—9 | 9 | 4.1 | 9 | 7 | 2.9 | 9 |
| *Cyperaceae* | 9 | 5 | 6 | 7 | 3.9 | 10 | 8 | 3.7 | 10 | 6 | 2.4 | 10 |
| *Apiaceae* | 7 | 4 | 9 | 8 | 4.2 | 8—9 | 11 | 6.0 | 7 | 10 | 4.1 | 8 |
| *Lamiaceae* | 6 | 3 | 10 | 9 | 4.2 | 7 | 10 | 4.6 | 8 | 14 | 5.7 | 6 |
| Всего | 129 | 69 | | 142 | 73.9 | | 156 | 71.4 | | 179 | 72.9 | |

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3: А — абсолютное число видов, Б — доля от общего числа видов, %.

Сем. *Cyperaceae*, занимающее 3—4-е места во флоре таежной зоны в целом и шестое в ценофлоре суходольных лугов подзоны средней тайги Республики Коми (Мартыненко, 1989), в луговых ценофлорах Кировской обл. замыкает десятку семейств, лидирующих по числу видов. Мы связываем это с северным положением территории Республики Коми и как следствие более значительной влажностью экотопов, где сформировались луговые сообщества рассматриваемого типа. Одновременно при продвижении с севера на юг происходит закономерное увеличение значимости богатого мезофильными видами сем. *Fabaceae*, занимающего во флоре умеренной зоны северного полушария и в мире в целом 2-е место (Козловская, 1978).

На суходольных лугах Кировской обл. по сравнению с лугами подзоны средней тайги Республики Коми несколько более разнообразно представлены видами семейства *Scrophulariaceae*, *Lamiaceae* и *Apiaceae*. Кроме того, в ценофлоре лугов подзоны южной тайги Кировской обл. к ядру многовидовых семейств примыкают *Brassicaceae* и *Polygonaceae* (8 и 7 видов соответственно). Это, по всей видимости, связано с более длительным и активным использованием территории области для сельскохозяйственных целей — многие зарегистрированные на лугах виды вышеназванных семейств являются сорными растениями.

Среди родов в сравниваемых ценофлорах наибольшим разнообразием отличаются *Carex* (6—8 видов), *Veronica* (4—6), *Ranunculus* (по 5), *Potentilla* и *Galium* (4—5 видов). К этим родам принадлежат от 36 до 42 видов (19—22 % от общего числа). Величины родового коэффициента (отношение числа видов к числу родов) для обследованных нами ценофлор невелики — 1.7—1.8 и не отличаются от значений показателя для суходольных лугов юга Республики Коми. Значительная доля маловидовых родов, так же как и семейств, закономерна и отражает аллохтонный характер флор сопоставляемых регионов, территории которых в плейстоцене неоднократно подвергались оледенению (Четвертичное.., 1987).

Господствующей жизненной формой в сравниваемых луговых сообществах являются многолетние травянистые поликарпические корневищные растения (табл. 2). При этом на суходольных лугах таежной зоны Кировской обл. значительна доля малолетних растений. Около одной четвертой выявленных растений принадлежит однолетним (*Crepis tectorum* L., *Galeopsis bifida*, *Persicaria lapatifolia* (L.) S. F. Gray и др.) и двулетним (*Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Pastinaca sylvestris* Garsault. и др.) травам, в основном сорным. Это связано с большой степенью сельскохозяйственной освоенности этой территории. Из древесных растений на суходольных лугах Кировской обл. зарегистрирован один вид кустарников — *Rosa acicularis* Lindl. Особенностью суходольных лугов Республики Коми, сформированных человеком на месте таежных лесов и занимающих небольшие по площади участки, является присутствие типичных для лесных сообществ кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L.) и гипоарктического полукустарничка *Rubus arcticus* L., а также лесных трав (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Melica nutans* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt и др.).

Географический анализ видового состава изученных лугов показал абсолютное преобладание среди широтных групп бореальных видов (табл. 3), некоторые в сообществах доминируют: *Agrostis gigantea* Roth., *Alopecurus pratensis* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Festuca pratensis* Huds., *Dactylis glomerata* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Phleum pratense* L., *Poa angustifolia* L. В направлении с севера на юг прослеживается отчетливая тенденция увеличения роли растений полизональной группы, включающей в основном сорные

ТАБЛИЦА 2

Соотношение жизненных форм растений в сравниваемых луговых ценофлорах

| Жизненные формы | Подзона средней тайги Республики Коми (бассейны рек Луза и Сысола) (Мартыненко, 1989) | | Кировская обл. | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | подзона | | | |
| | | | средней тайги | | южной тайги | |
| | А | Б | А | Б | А | Б |
| **Древесные растения** | | | | | | |
| Кустарники | — | — | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Кустарнички | 2 | 1 | — | — | — | — |
| Полукустарнички | 1 | 1 | — | — | — | — |
| **Травянистые растения** | | | | | | |
| Монокарпики | | | | | | |
| Однолетники | 22 | 12 | 36 | 19 | 44 | 20 |
| Двулетники | 5 | 3 | 12 | 6 | 14 | 6 |
| Поликарпики | | | | | | |
| Длиннокорневищные | 36 | 19 | 30 | 16 | 36 | 16 |
| Короткокорневищные | 21 | 11 | 32 | 17 | 31 | 13 |
| Кистекорневые | 20 | 11 | 14 | 7 | 16 | 7 |
| Рыхлокустовые, рыхлодерновинные | 19 | 10 | 15 | 8 | 17 | 8 |
| Стержнекорневые | 16 | 8 | 17 | 9 | 18 | 8 |
| Наземноползучие | 10 | 5 | 6 | 3 | 6 | 3 |
| Плотнокустовые, плотнодерновинные | 9 | 5 | 6 | 3 | 7 | 3 |
| Столонные | 9 | 5 | 7 | 4 | 7 | 3 |
| Однолетники вегетативного происхождения | 5 | 3 | 4 | 2 | 4 | 2 |
| Корнеотпрысковые | 5 | 3 | 6 | 3 | 9 | 4 |
| Собственно клубневые | 5 | 3 | 1 | 1 | 3 | 1 |
| Каудексовые | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 |
| Куртинообразующие | 2 | 1 | 3 | 2 | 3 | 1 |
| Собственно луковичные | — | — | 1 | 1 | 1 | 1 |

Примечание. Здесь и в табл. 3: — группа отсутствует.

(*Chenopodium album* L., *Thlaspi arvense* L. и др.) и пионерные (*Equisetum arvense* L.) виды.

Виды северных широтных групп — гипоарктической (в ее состав В. А. Мартыненко (1989) включала *Avenella flexuosa* (L.) Drey., *Rubus arcticus* L.) и арктоальпийской (*Poa alpina* L.) — на суходольных лугах сравниваемых регионов крайне малочисленны, причем последняя зарегистрирована только в Республике Коми. Растения южных широтных групп — неморально-бореальной и неморальной (*Aegopodium podagraria* L., *Lamium purpureum*, *Origanum vulgare* L., *Veronica teucrium* L. и др.), а также лесостепной (*Centaurea scabiosa* L., *Carex praecox* Schreb. и др.) более разнообразны, но также играют в формировании луговых фитоценозов подчиненную роль.

Среди долготных элементов в составе рассматриваемых ценофлор превалирует евразиатский (табл. 3). К этой группе принадлежит большинство ранее упомянутых доминантов суходольных лугов (*Agrostis gigantea*, *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata* и др.). Существенно меньше доли голарктических (*Rumex acetosa* L., *Veronica serpyllifolia* L., *Viola arvensis* Murr. и др.) и европейских (*Dianthus deltoides* L., *Leontodon autumnalis* L., *Potentilla heidenreichii* Zimmeter и др.) видов. Растения, имеющие плюрирегиональное (*Polygonum aviculare* L., *Sonchus arvensis* L.,

ТАБЛИЦА 3

Соотношение географических групп в ценофлорах суходольных лугов

| Географические группы видов | Подзона средней тайги Республики Коми (бассейны рек Луза и Сысола) (Мартыненко, 1989) | | Кировская обл. | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | подзона | | | |
| | | | средней тайги | | тайги | |
| | А | Б | А | Б | А | Б |
| **1. Широтная:** | | | | | | |
| бореальная | 150 | 79 | 145 | 76 | 160 | 72 |
| полизональная | 18 | 10 | 26 | 14 | 36 | 16 |
| лесостепная | 11 | 6 | 13 | 7 | 13 | 6 |
| неморально-бореальная | 5 | 3 | 4 | 2 | 5 | 2 |
| неморальная | 2 | 1 | 3 | 2 | 4 | 2 |
| гипоарктическая | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| арктоальпийская | 1 | 1 | — | — | — | — |
| **2. Долготная:** | | | | | | |
| евразиатская | 86 | 46 | 99 | 52 | 114 | 52 |
| европейская | 41 | 22 | 53 | 28 | 57 | 26 |
| голарктическая | 52 | 28 | 36 | 19 | 39 | 18 |
| плюрирегиональная | 5 | 3 | 3 | 2 | 8 | 4 |
| сибирская | 5 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 |

*Chenopodium album* и др.) и преимущественно сибирское (к их числу В. А. Мартыненко (1989) относит *Calamagrostis obtusata* Trin., *Ranunculus monophyllus* Ovcz.) распространение, единичны.

Экологический анализ ценофлор суходольных лугов (рис. 3) выявил, что по отношению к фактору увлажнения в изученных сообществах явно преобладают мезофиты (*Agrostis gigantea*, *Lathyrus pratensis* L., *Phleum pratense*, *Trifolium pratense* L.,

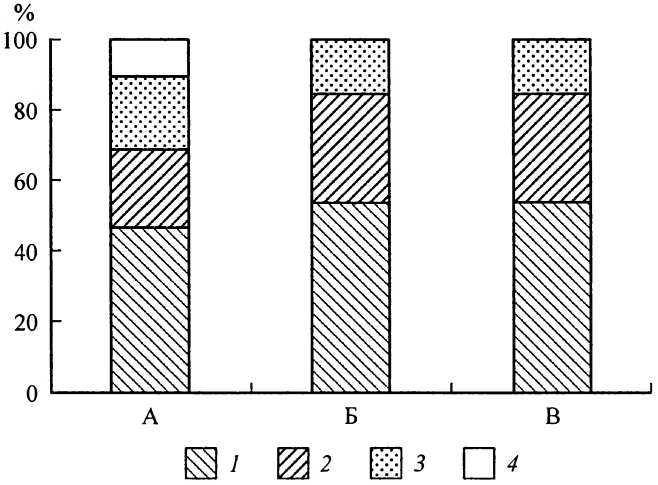


Рис. 3. Соотношение экологических групп видов по отношению к увлажнению.

Здесь и далее на рис. 4 и 5 по вертикали — доля (%), по горизонтали: А — подзона средней тайги Республики Коми (бассейны рек Луза и Сысола); Б — подзона средней тайги Кировской области; В — подзона южной тайги Кировской области. *1* — мезофильные виды, *2* — ксерофильные виды (ксеромезофиты, мезоксерофиты и ксерофиты), *3* — гигрофильные виды (гигромезофиты, мезогигрофиты и гигрофиты), *4* — неопределенные виды.

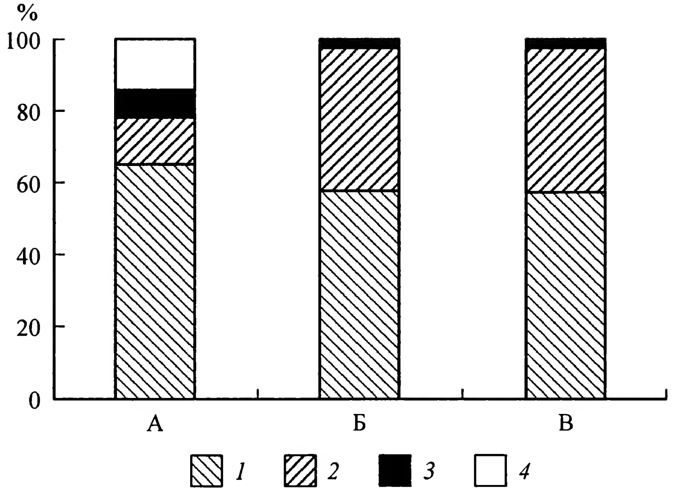


Рис. 4. Соотношение (доля, %) экологических групп видов по отношению к общему богатству почв. *1* — мезотрофы (и мезоэутрофы), *2* — эутрофы, *3* — олигомезотрофы, *4* — неопределенные виды.

*Vicia cracca* L. и др.). Почти треть всех выявленных видов растений составляют обитатели более сухих местообитаний, которые при определении экологического оптимума в шкалах Л. Г. Раменского (Экологическая оценка.., 1956) могут быть отнесены к группам мезоксерофитов и ксеромезофитов (*Hieracium umbellatum* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Plantago lanceolata* L., *Ranunculus polyanthemos* L., *Rumex acetosella* L. и др.). При этом на лугах Кировской обл. зарегистрированы единичные виды, которые могут рассматриваться как ксерофиты (*Erodium cicutarium* (L.) L., Her., *Thlaspi arvense*, *Coniza canadensis* (L.) Cronq. и т. п.). На третьем месте по численности стоят гигромезофиты и мезогигрофиты (*Juncus filiformis* L., *Myosotis palustris* (L.) L., *Veronica scutellata* L. и др.). Участие видов данной группы, так же как и единичных представителей фракции гигрофитов (*Carex vulpina* L., *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, *Veronica longifolia* L. и др.), в формировании травостоев суходольных лугов, для которых характерны преимущественно сухо- и влажнолуговой режимы увлажнения почв (расчетные баллы ступеней увлажнения в шкалах Л. Г. Раменского 62—74), невелико. Они встречаются преимущественно на участках лугов с почвами тяжелого механического состава, нередко приурочены к сообществам, расположенным в нижних частях пологих склонов водораздельных увалов. Встречаемость абсолютного большинства из них в анализируемом массиве геоботанических описаний не превышает 18 %, удельное обилие не более 5 %. Отдельные виды из группы влаголюбивых растений встречаются в посевах как сорные и некоторое время сохраняются в луговых сообществах, формирующихся на заброшенных пашнях (*Persiciaria amphibia*, *P. hydropiper* (L.) Spach.).

По отношению к фактору плодородия почв (рис. 4) свыше половины от общего числа видов, формирующих луга на водораздельных пространствах сравниваемых регионов, составляют мезотрофы (*Agrostis tenuis* Sibth., *Anthoxanthum odoratum*, *Equisetum pratense* Ehrh., *Veronica chamaedrys* L. и др.) и эумезотрофы (*Amoria repens* (L.) C. Presl., *Dactylis glomerata*, *Lathyrus pratensis*, *Leucanthemum vulgare* Lam. и т. п.). На лугах Кировской обл. значительна доля видов, требовательных к общему богатству почвы, — эутрофов. Это преимущественно сорные растения: *Artemisia vulgaris* L., *Chenopodium album*, *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Cirsium seto-*

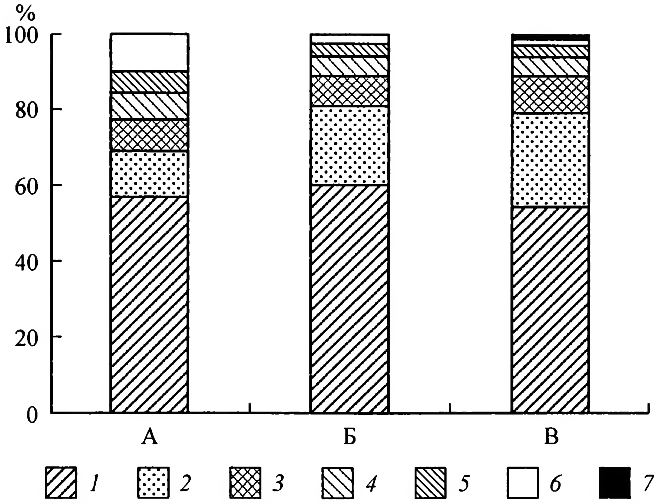


Рис. 5. Соотношение (доля, %) ценотических групп в сравниваемых ценофлорах.
*1* — луговая, *2* — сорная, *3* — неморальная, *4* — нитрофильная, *5* — боровая, *6* — бореальная, *7* — байрачных дубрав.

*sum* (Willd.) Bess., *Potentilla anserina* L., *Plantago major* L. и др. Наименее разнообразна группа олигомезотрофов (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Nardus stricta* L., *Veronica officinalis* и др.).

Анализ соотношения ценотических групп видов (рис. 5) показал, что среди них абсолютно преобладает луговая. При этом характерной особенностью ценофлор суходольных лугов Кировской обл. является значительная доля сорных растений, особенно в подзоне южной тайги. Среди них 23 — заносные виды, которые составляют 8 % адвентивной фракции флоры области, включающей по последним данным 301 вид (Тарасова, 2003). Одновременно наблюдается менее заметное, чем в бассейнах рек Луза и Сысола (Мартыненко, 1989), участие в формировании луговых ценозов видов бореальной и боровой групп, которые характерны для темнохвойных и сосновых лесов. Возможно, это связано с тем, что в Республике Коми небольшие по площади участки суходольных лугов сформировались в результате деятельности человека на месте лесных сообществ.

Анализ ценотической роли видов показал, что на суходольных лугах Кировской обл. к числу наиболее постоянных и обильных видов относятся *Phleum pratense* (V класс постоянства), *Agrostis tenuis*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia caespitosa* (III класс постоянства). Менее постоянны такие доминанты, как *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca rubra* L. *Agrostis gigantea*, *Elytrigia repens*, *Poa angustifolia* (II), *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Alopecurus pratensis*, *Festuca regeliana* Pavl., *Nardus stricta* (I). Все эти виды, за исключением *Festuca regeliana*, доминируют или содоминируют и на суходольных лугах подзоны средней тайги Республики Коми. Из менее обильных видов (3—4 балла по шкале В. С. Ипатова) с высоким (IV— V классы) постоянством на лугах подзон южной и средней тайги Кировской обл. встречаются *Vicia cracca*, *Stellaria graminea* L., *Galium mollugo* L., *Leucanthemum vulgare*, *Lathyrus pratensis*, *Ranunculus acris* L., *Trifolium pratense* L., *Leontodon autumnalis*, *Hypericum maculatum* Crantz. Таким образом, для суходольных лугов этих регионов характерно достаточно устойчивое «ядро» флористических комплексов, виды которого определяют облик фитоценозов. Это подтверждают результаты расчетов коэффициента Съеренсена—Чекановского, значение которого составляет 0.8. При парном сравнении изученных ценофлор с луговой ценофлорой средней тайги Республики Коми значение этого параметра оказалось ниже — 0.6—0.5. Такое более выраженное отличие, по всей видимости, связано с изменением состава видов по широтному градиенту: некоторые растения, характерные для лугов таежной зоны области, — *Inula britannica*, *Euphorbia helioscopia*, *Pilosella onegensis* Norrl. и другие, бассейнов рек Луза и Сысола не достигают.

Выполненное нами геоботаническое обследование суходольных лугов Кировской обл. позволило получить данные об их флористических комплексах. Они включают 192 вида сосудистых растений для луговых фитоценозов подзоны средней тайги и 219 видов для лугов южной тайги. Таким образом, общий уровень видового богатства луговых ценофлор относительно небольшой. Для сравнения в березовых лесах средней тайги Республики Коми зарегистрирован 361 вид, в осинниках — 301, ельниках — 266 (Дегтева и др., 2001). При этом луговые сообщества характеризуются высокими показателями видовой насыщенности (от 18 до 48 видов). Наибольшим видовым богатством в подзоне средней тайги Кировской обл. отличается формация *Phleeta pratensis*, в подзоне южной тайги — формация *Deschampsieta caespitosae*. «Ядро» флористических комплексов образуют 46 видов, относящихся ко II—V классам встречаемости. Виды флористического «ядра» в большинстве своем имеют обширные ареалы, относятся к бореальной широтной и евразиатской долготной группам. В качестве доминантов чаще всего выступают *Agrostis gigantea*, *Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia caespitosa*, *Elytrigia repens*, *Phleum pratense*, *Poa angustifolia*.

К числу самых богатых видами семейств в исследованных ценофлорах принадлежат *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*, *Scrophulariaceae*, *Lamiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Apiaceae*, *Ranunculaceae*, *Cyperaceae*, крупных родов — *Carex*, *Veronica*, *Ranunculus*, *Potentilla* и *Galium*. К семействам, составляющим головную часть спектра, относится свыше двух третей видов, что свидетельствует о довольно значительном однообразии флористического состава луговых сообществ. Оценка сходства исследованных ценофлор с ценофлорой суходольных лугов подзоны средней тайги Республики Коми (Мартыненко, 1989) с использованием коэффициента Съеренсена—Чекановского свидетельствует о том, что у них имеется определенная региональная специфика. При преобладании видов бореальной широтной группы с севера на юг прослеживается закономерное увеличение количества полизональных видов. Меняется и соотношение долготных элементов — на фоне превалирования евразиатских видов отмечено снижение участия растений голарктической и сибирской фракций при одновременном возрастании роли видов европейской группы. Большая часть растений, формирующих суходольные луга, относится к экологическим группам мезофитов и мезотрофов (мезоэутрофов). Именно они наиболее постоянны и обильны на лугах. При этом с севера на юг прослеживается снижение процентного участия влаголюбивых видов, что связано с особенностями климата. Выявляются некоторые отличия в соотношении ценотических групп видов. При абсолютном преобладании растений лугового фитоценотипа в ценофлорах сравниваемых регионов, на лугах Кировской обл., особенно в пределах подзоны южной тайги, отмечено большее участие видов сорной ценотической группы, многие из которых относятся к эутрофам. Отличительная особенность луговых фитоценозов подзоны средней тайги Республики Коми — значительное участие растений, типичных для лесов (бореальная и боровая ценотические группы). Специфика ценофлор суходольных лугов Кировской обл. обусловлена, на наш взгляд, природно-климатическими условиями и историей хозяйственного освоения ее территории.

# Благодарности

Авторы благодарят сотрудников отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН В. А. Мартыненко за консультации и З. Г. Улле за помощь при уточнении определения растений. Признательны профессору кафедры ботаники Н. П. Савиных (Вятский гос. гуманитарный ун-т) за консультации при интерпретации жизненных форм растений.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Атлас* Кировской области. М., 1997. 32 с.

*Бобров Е. Г.* Род 330. Герань — *Geranium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. XIV. С. 2—62.

*Болотова В. М.* Луга // Производительные силы Коми АССР: Растительный мир. М.; Л., 1954. Т. 3. Ч. 1. С. 226—262.

*Василевич И. П.* Пойменные луга окрестностей г. Кирова и пути их улучшения: Автореф. дис. .... канд. биол. наук. Киров, 1954. 18 с.

*Восточноевропейские* леса: история в голоцене и современность. М., 2004. Кн. 1. 479 с.

*Горшкова С. Г.* Род 799. Галега — *Galega* L. // Флора СССР. М.; Л., 1945. Т. XI. С. 303—304.

*Дегтева С. В.*, *Железнова Г. В.*, *Пыстина Т. Н.*, *Шубина Т. П.* Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб., 2001. 269 с.

*Ерохин В. В.* Флора и растительность суходольных лугов правобережья реки Вятки в нижнем ее течении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2003. 20 с.

*Ипатов В. С.* Описание фитоценоза. СПб., 1998. 151 с.

*Качалов И. Ю.* Ландшафтно-экологические закономерности фиторазнообразия лугов в бассейне нижнего течения р. Вятка: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2006. 24 с.

*Козловская Н. В.* Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны. Минск, 1978. 128 с.

*Котелина Н. С.* Пойменные луга р. Вычегды и пути их улучшения. М.; Л., 1959. 172 с.

*Мартыненко В. А.* Флористический состав кормовых угодий европейского Северо-Востока. Л., 1989. 135 с.

*Миркин Б. М.* Закономерности развития растительности речных пойм. М., 1974. 174 с.

*Никитин В. В.* Сорные растения флоры СССР. Л., 1983. 454 с.

*Определитель* растений Кировской области. Киров, 1975. Ч. 1. 256 с.; Ч. 2. 304 с.

*Понятовская В. М.* Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 209—299.

*Серебряков И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146—205.

*Тарасова Е. М.* Предварительные итоги инвентаризации флоры Кировской области // Вятская земля в прошлом и настоящем. ВГПУ в XX в.: итоги, проблемы, перспективы развития. Киров, 2001. 167 с.

*Тарасова Е. М.* Новые и редкие для г. Кирова и Кировской области виды сосудистых растений // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 2. С. 113—122.

*Флора* Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1974. Т. I. 257 с.; Т. II. 316 с.; 1976. Т. III. 293 с.; 1977. Т. IV. 312 с.

*Хантимер И. С.* Материалы к изучению лугов поймы р. Печоры // Луга Коми АССР. М.; Л., 1959. С. 173—265.

*Цвелёв Н. Н.* Определитель растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

*Четвертичное* оледенение на территории СССР. М., 1987. 128 с.

*Шенников А. П.* Луговая растительность СССР // Растительность СССР. М.; Л., 1940. Т. 1. С. 1—622.

*Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

*Экологическая* оценка кормовых угодий по растительному покрову / Под ред. Л. Г. Раменского, И. А. Цаценкина, О. Н. Чижикова, Н. А. Антипина. М., 1956. 471 с.

*Юрцев Б. А.*, *Камелин Р. В.* Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991. 80 с.

## SUMMARY

Results are given of the researches of dry meadows coenofloras of the Kirov Region in comparison with floristic complexes of meadow phytocoenoses of middle taiga subzone of the Komi Republic. 237 species of vascular plants from 138 genera and 36 families were recorded in the investigated meadows. With the prevalence of boreal species in the coenofloras under comparison, the regular increase of multizonal species number from the north to the south is traced. Proportions of longitudinal groups also change: on a background of Euro-Asian species prevalence, the decrease of Holarctic and Asian species rates with increase of European species rate are observed. With an absolute prevalence of the meadow phytocoenotype plants in the meadows of the Kirov Region, especially within southern taiga subzone, a significant role of weed species is noted.

УДК 581.9 (571.65) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 6

© В. В. Петровский, Н. А. Секретарева

# ЛОКАЛЬНАЯ ФЛОРА ВЕРХОВЬЕВ РЕКИ НЕИЗВЕСТНОЙ (ОСТРОВ ВРАНГЕЛЯ)

## V. V. PETROVSKY, N. A. SEKRETAREVA. THE LOCAL FLORA OF THE UPPER REACHES OF THE NEIZVESTNAYA RIVER (WRANGEL ISLAND)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 19.10.2007

Приводятся сведения об одной из самых богатых локальных флор (ЛФ) о-ва Врангеля — верховьев р. Неизвестной, насчитывающей 330 видов и подвидов. Эта флора является специфическим фитогеографическим репером, индицирующим распространение определенных эколого-ценотических групп растений. Вместе с другими ЛФ центральной части острова она наглядно иллюстрирует тесные географические связи о-ва Врангеля в прошлом, как с американским, так и евразиатским континентом. Именно в этой ЛФ отмечено максимальное число эндемичных и субэндемичных видов острова, среди которых такие уникальные виды, как *Hierochloë wrangelica, Potentilla wrangelii*, *Oxytropis uniflora*.

Ключевые слова: локальная флора, р. Неизвестная, о-в Врангеля, миграции видов, фитогеографические реперы.

Флора сосудистых растений о-ва Врангеля, насчитывающая около 390 видов,[1] является одной из богатейших среди островных флор Полярного бассейна. В ее составе имеется большое количество видов, основные ареалы которых находятся в значительном отдалении от острова на арктических пространствах Евразии и Америки. Произрастание этих видов на острове указывает на возможные пути миграции отдельных видов и даже целых флористических комплексов через ранее осушавшиеся пространства арктического шельфа, и каждое местонахождение таких видов на острове является своеобразным репером-ориентиром, дающим возможность более детально реконструировать биогеографическую обстановку эпох, когда подобные миграции имели место. Локальные флоры о-ва Врангеля отличаются большим разнообразием, и многие из них включают редкие и (эндемичные), зачастую отсутствующие в других ЛФ виды. Нередко набор редких видов в составе этих ЛФ аналогичен таковому из других районов Арктики. Нахождение подобных сочетаний видов на острове — существенное свидетельство сходства экологических условий на территориях как некоторых островных, так и материковых ЛФ.

---

[1] Последняя сводка, наиболее полно отражающая состав флоры острова, включает 387 видов (Петровский, 1988).

Базируясь на таком сходстве, можно предположить, что подобная экологическая обстановка имела место в прошлом на конкретных путях миграции. Поскольку отдельные локальные флоры на острове заметно отличаются как по набору редких видов, так и по их экологии, каждая из них является как бы специфическим фитогеографическим репером, индицирующим распространение определенных эколого-ценотических групп растений. Ярким примером таких флор является одна из самых богатых флор острова — верховьев р. Неизвестной (далее обозначается как ЛФ ВН).

Впервые район верховьев р. Неизвестной (71°13′ с. ш., 179°19′ з. д.) В. В. Петровский посетил в 1970 г. Более продолжительные исследования были им проведены в 1971 г. Однако только отрывочные сведения о флоре района вошли в публикации, касающиеся флористических находок в Чукотской тундре (Юрцев и др., 1973, 1975). Позднее эти места посетил и Б. А. Юрцев, где в 1986 г. проводил флористические работы совместно с Т. Г. Полозовой. Наконец, в 1987 г. комплексные ботанико-географические исследования флоры и растительности проводил Врангелевский отряд Полярной экспедиции БИН АН СССР. Непосредственно в сборе сосудистых растений принимали участие Б. А. Юрцев, Н. А. Секретарева, Т. Г. Полозова, С. С. Холод. Сведения о наиболее интересных находках из этого района представлены в работе Б. А. Юрцева с соавт. (1989), но полный аннотированный список флоры верховьев р. Неизвестной так и не был опубликован. Конкретное рассмотрение видового состава данной ЛФ и экологических факторов, определяющих распространение отдельных таксонов на острове, предпринятое в настоящей статье, дает возможность выяснить причины, обусловившие столь высокое разнообразие видов (по сравнению с соседними) в данной ЛФ и провести ее сравнение с другими ЛФ.

Район верхнего течения р. Неизвестной расположен в центральной части острова и включает крупный массив мелкосопочника с высотами от 100 до 500 м над ур. м. (горы Северные), а также северный макросклон более высоких и крутых гор Центральных (с максимальными абсолютными отметками выше 1000 м), протянувшихся с запада на восток, и разделяющую их широкую межгорную долину с низкими останцовыми грядами. На значительной территории преобладают выходы палеозойских карбонатных пород (известняки, известковые туфы и др.). Местами они чередуются с выходами некарбонатных пород триасового и пермского возраста (темноцветные сланцы и песчаники). Продукты выветривания этих в большинстве случаев легко разрушающихся пород образуют рыхлые отложения разной мощности — древние террасы, делювиальные шлейфы и речные аллювии.

Защищенная по крайней мере с трех сторон от ветров и морских туманов, территория ЛФ ВН отличается более теплым и сухим климатом по сравнению с другими районами острова, и это находит отражение в характере растительности и составе флоры (Петровский, 1967, 1985). Вместе с соседними районами — средним течением р. Мамонтовой и верховьем р. Тундровой — территорию ЛФ ВН относят (Юрцев и др., 1989) к особому подзональному варианту, сочетающему признаки северных гипоарктических (типичных) и арктических тундр. Признаком первых является не только присутствие, но и аномально широкое для арктических тундр распространение тундровых болот и зарослей низких кустарниковых ив в депрессиях рельефа (Секретарева, 1994, 1995). Характерна также значительная задернованность поверхности суглинистых террас и шлейфов. Так, на выровненных умеренно дренированных водоразделах (плакорах) здесь хорошо представлены пятнистые ивково-осоково-дриадовые тундры, отчасти физиономически напоминающие плакорные пятнистые типичные тундры п-ова Таймыр (Матвеева и др., 1973). Эти сообщества, согласно флористической классификации, были отнесены к асс. Carici lugentis—Hylocomietum alaskani (Секретарева, 1998). В то же время арктическим тундрам острова свойственны бо́льшая разреженность растительного покрова и резкое доминирование арктической фракции не только в составе всей флоры (в ЛФ ВН — 245 видов, 74.5 %), но и в ее активном ядре. Тогда как гипоарктических видов в этом районе значительно меньше — 53 (16.1 %). Причем многие из арктобореальных и гипоарктических видов (*Calamagrostis purpurascens*, *Carex vaginata* subsp. *quasivaginata*, *Eleocharis acicularis*, *Eriophorum brachyantherum*, *Anemone richardsonii*, *Potentilla stipularis*, *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia obtusata*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*) в верховьях р. Неизвестной представлены лишь небольшими популяциями, являющимися реликтовыми со времени их бореальной экспансии на о-в Врангеля. Вместе с тем здесь же найдены реликтовые степные и лугостепные (*Carex duriuscula*, *C. obtusata*, *C. supina* subsp. *spaniocarpa*, *Cerastium arvense*, *Pulsatilla multifida*, *Silene repens*) растения; некоторые из них наравне с арктическим континентальным криоксерофитом *Astragalus pseudadsurgens* весьма обычны на южных склонах в тундро-степных (криофитностепных) сообществах. Таким образом, флора ЛФ ВН слагается многими географическими элементами, но преобладают все же арктические.

Ниже приводим аннотированный список растений, насчитывающий 330 таксонов (видов и подвидов) с краткими комментариями. Порядок расположения семейств и родов дается по системе А. Энглера. Виды приводятся в алфавитном порядке, их названия даны по сводке Н. А. Секретаревой (2004).

*Woodsiaceae*. *Woodsia glabella* R. Br. — единственное местонахождение вида обнаружено у подножия гор Центральных на склоне седловины в дриадовой пятнистой тундре на делювии карбонатных сланцев.

*Athyriaceae*. *Cystopteris dickieana* R. Sim — редко, на щебнистых склонах и скалах на карбонатных породах.

*Equisetaceae*. *Equisetum arvense* L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. — часто, у водотоков, в сырых евтрофных тундрах. *E. scirpoides* Michx. — редко, у водотоков и снежников. *E. variegatum* Schleich. ex Web. et Mohr — редко, на речных галечниках.

*Selaginellaceae*. *Selaginella rupestris* (L.) Spring — редко, на скалах, щебнистых склонах и вершинах увалов.

*Poaceae*. *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. — обычно, в редкотравных тундрах на щебнистых склонах и вершинах. *H. pauciflora* R. Br. — часто, в сырых мочажинах на горных шлейфах, в депрессиях речных долин, *H. wrangelica* Jurtz. et Probat. — эндемичный для острова вид, родственный *H. glabra*, возможно, являющийся его арктической расой. 4 микропопуляции обнаружены в долине р. Неизвестной на скалах-останцах, сложенных некарбонатными сланцами. *Alopecurus alpinus* Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz. — обычно, повсеместно встречается во всех сырых травяных тундрах, в поймах. *Arctagrostis arundinaceae* (Trin.) Beal — часто, в различных тундрах и ивняках. Местами доминирует на водоразделах, сложенных очень рыхлыми наносами, образуя луговые сообщества. *A. latifolia* (R. Br.) Griseb. — часто, в сырых евтрофных тундрах в полосах стока, в ивняках. *Calamagrostis holmi* Lange — редко, на выходах некарбонатных пород в умеренно увлажненных тундрах. *C. purpurascens* R. Br. — несколько изолированных микропопуляций отмечено на скалах-останцах в межгорной долине. *Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev. — обычно, в травяных и кустарничковых тундрах, доминирует на суглинистых пятнах на плакорах и пологих шлейфах сопок. *D. glauca* C. Hartm. — редко, в пятнистых травяно-кустарничковых тундрах на террасах, шлейфах склонов. *D. paramushirensis* Honda — очень редко, по сырым берегам озерков. *D. sukatschewii* (Popl.) Roshev. — часто, в поймах, в пятнистых суглинистых тундрах, в полосах стока. *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt. — обычно, в травяных тундрах и луговых сообществах. *Koeleria asiatica* Domin — часто, в сухих и умеренно увлажненных травяных тундрах, в тундро-степных сообществах южных склонов. *Poa abbreviata* R. Br. — обычно, в редкотравных тундрах на щебнистых вершинах, водоразделах и сухих склонах, в местах распространения карбонатных субстратов. *P. alpigena* (Blytt) Lindm. — часто, в травяных и кустарничковых тундрах, в поймах на сырых галечниках. *P. arctica* R. Br. — обычно, в сырых и умеренно увлажненных травяных тундрах. *P. arctostepporum* Jurtz. et Probat. — часто, на сухих южных склонах в тундрово-степных сообществах и у подножий зарастающих сланцевых осыпей. *P. glauca* Vahl — обычно, на сухих склонах, речных террасах, на осыпях, уступах скал. *P. hartzii* Gand. — отмечена только одна микропопуляция вида в седловине между скал-останцов на выходах мягких мергелистых пород. *P. malacantha* Kom. — обычно, в щебнистых тундрах на склонах и вершинах, на сухих речных и горных террасах. *P. paucispicula* Scribn. et Merr. — редко, на сырых галечниках, по берегам водотоков, у снежников. *P. pratensis* L. — часто, в травяных сообществах на береговых склонах и горных террасах южных склонов. *P. pseudoabbreviata* Roshev. — редко, в щебнистых тундрах разных типов, преимущественно на некарбонатных породах. *P.× tolmatchewii* Roshev. — редко, в сырых пятнистых тундрах на горных террасах и водоразделах — как правило, на некарбонатных породах. *P. vrangelica* Tzvel. — редко, в заметном обилии встречается только на солифлюкционных карбонатных грунтах. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. — обычно, по берегам озерков. *Dupontia fisheri* R. Br. — обычно, в сырых депрессиях, в долинах рек. *D. psilosantha* Rupr. — обычно, в травяных тундрах в полосах стока. *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. — часто, на местах стаявших снежников. *P.× algidiformis* (H. Smith) Tzvel. — очень редко у снежников. *Puccinellia angustata* (R. Br.) Rand et Redf. — редко, на солифлюкционных грунтах. *P. wrightii* (Scribn. et Merr.) subsp. *colpodioides* (Tzvel.) Tzvel. — обычно, повсеместно произрастает на карбонатных субстратах — от водоразделов до речных пойм. *Festuca auriculata* Drob. — часто, на щебнисто-мелкоземистых южных склонах, на уступах и у подножий скал. *F. baffinensis* Polun. — обычно, на выходах карбонатных пород — от водоразделов до речных галечников. Часто доминирует в редкотравных, пятнистых дриадовых и ивнячковых, реже — кобрезиевых тундрах. *F. brachyphylla* Schult. et Schult. fil. — часто, в пятнистых и щебнистых травяных и кустарничковых тундрах. *F. brevissima* Jurtz. — часто, на щебнистых водоразделах, сухих осыпных склонах, скалах. *F. hyperborea* Holmen. ex Friederiksen — редко, на влажных щебнисто-суглинистых участках горных склонах и делювиальных шлейфов. *F. lenensis* Drob. — редко, на сухих щебнистых склонах у скал. *F. rubra* L. s. str. — редко, на речном аллювии и береговых склонах. *F. rubra* L. subsp. *arctica* (Hack.) Govor. — редко, в травяных тундрах на водоразделах и речных долинах. *F. viviparoidea* Krajina ex Pavlick — редко, на щебнисто-мелкоземистых участках невысоких водоразделов и склонов. *Bromus pumpellianus* (Scribn.) Holub s. str. — часто, на теплых сухих склонах, у скал, на осыпях и сухих речных террасах. *Elymus alaskanus* (Scribn. et Merr.) A. Löve — очень редко, в травяных сообществах на сухих дренированных террасах. *E. kronokensis* (Kom.) Tzvel. s. l. — очень редко, на щебнистых, южных склонах, у подножий скал. *E. vassiljevii* Czer. s. str. — обычно, в щебнистых кустарничковых и разнотравных тундрах на карбонатных породах. *E. vassiljevii* Czer. subsp. *coeru-*

*leus* (Jurtz.) Czer. — часто, в редкотравных сообществах на карбонатных участках невысоких водоразделов и террас. *Leymus interior* (Hult.) Tzvel. — редко, на пойменных галечниках рек и ручьев.

*Cyperaceae. Eriophorum angustifolium* Honck. — обычно, доминирует в сырых мочажинах на горных шлейфах, в депрессиях на водоразделах. *E. brachyantherum* Trautv. et C. A. Mey. — единственная микропопуляция вида отмечена в сырых евтрофных тундрах в полосах карбонатного стока в межгорной долине севернее Центральных гор. *E. callitrix* Cham ex C. A. Mey. — редко, в сырых евтрофных тундрах в полосах карбонатного стока. *E.*× *medium* Anderss. — очень редко, в сырых мочажинах на горных шлейфах. *E. russeolum* Fries subsp. *leiocarpum* Novosselova — редко, в травяно-моховых сообществах в сырых мочажинах на горных шлейфах. *E. scheuchzeri* Hoppe subsp. *arcticum* Novosselova — обычно, на сыром песчано-илистом аллювии в поймах рек. *E. triste* (Th. Fries) Hadač. et A. Löve — обычно, в сырых евтрофных тундрах и на сырых делювиальных шлейфах с карбонатным подтоком вод. *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. — 2 микропопуляции отмечены в сырых депрессиях поймы р. Неизвестной и по берегу озерка в долине этой же реки. *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. — обычно, доминирует в кобрезиевых и разнотравных тундрах на уступах террас, в тундро-степных сообществах на южных склонах. *K. sibirica* (Turcz. ex Ledeb.) Boeck. — очень редко, в травяных тундрах на склонах и сухих пойменных террасах. *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz. subsp. *subholarctica* Egor. — редко, на пятнах голого суглинка в сырых евтрофных тундрах в полосах карбонатного стока. *Carex aquatilis* Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult. — обычно, в сырых пушицево-осоковых тундрах в ложбинах стока и в депрессиях, по заболоченным берегам водотоков. *C. atrofusca* Schkuhr — редко, в сырых евтрофных тундрах в полосах карбонатного стока. *C. duriuscula* C. A. Mey. — несколько изолированных микропопуляций вида найдены на южном склоне невысокой гряды, сложенной темноцветными сланцами триасового возраста. *C. fuliginosa* Schkuhr subsp. *misandra* (R. Br.) Nyman. — обычно, во многих умеренно увлажненных дриадовых и травяных тундрах. *C. hepburnii* Boott — редко, в сухих разнотравных и дриадовых тундрах на выходах карбонатных пород. *C. lachenalii* Schkuhr — обычно, по берегам водотоков, в луговых сообществах на береговых склонах и в ложбинах стока. *C. lugens* H. T. Holm — обычно, встречается повсеместно: от горных шлейфов и водоразделов до речных террас. Доминирует в кочкарных и бугорковых дриадово-осоковых тундрах. *C. marina* Dew. — редко, в сырых евтрофных тундрах в полосах карбонатного стока. *C. maritima* Gunn. subsp. *setina* (Christ) Egor. — часто, в травяных и дриадовых тундрах на склонах и уступах террас. *C. membranacea* Hook. — обычно, в сырых евтрофных тундрах в полосах карбонатного стока. *C. obtusata* Liljebl. — часто, на сухих склонах и уступах террас. Местами, особенно на выходах сланцев, образует сплошную дернину. *C. podocarpa* R. Br. — редко, в луговых сообществах по берегам рек, на уступах террас, в кассиопово-дриадовых тундрах. *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith — единственная микропопуляция вида отмечена в сырых евтрофных тундрах в полосах карбонатного стока в межгорной долине севернее Центральных гор. *C. rupestris* All. — обычно, встречается широко: от водоразделов до сухих пойменных террас. Часто доминирует в различных дриадовых тундрах, а также в травяных сообществах. *C. saxatilis* L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela — обычно, в сырых депрессиях, в ложбинах стока, у водотоков. *C. scirpoidea* Michx. — часто, в дриадовых тундрах на карбонатных делювиях, в травяных сообществах на береговых склонах. *C. supina* Wahlenb. subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult. — 4 изолированные микропопуляции обнаружены на южном щебнистом склоне сланцевой гряды. *C. vaginata* Tausch subsp. *quasivaginata* (C. B. Clarke) Malysch. — несколько разрозненных клонов отмечены на сырой террасе р. Неизвестной.

*Juncaceae. Juncus biglumis* L. — обычно, на голых пятнах суглинка в сырых тундрах и полосах стока. *J. castaneus* Smith — редко, там же. *J. triglumis* L. — редко, там же. *J. triglumis* L. subsp. *albescens* (Lange) Hult. — очень редко, там же на карбонатных почвах. *Luzula confusa* Lindb. — обычно, в различных щебнистых кустарничковых и травяных тундрах на склонах и дренированных пойменных террасах. *L. nivalis* (Laest.) Spreng. — обычно, в умеренно и хорошо увлажненных кустарничковых и травяных тундрах. *L. tundricola* Gorodk. ex V. Vassil. — редко, в щебнистых кустарничково-травяных тундрах на склонах и пойменных террасах.

*Liliaceae. Lloydia serotina* (L.) Reichenb. — обычно, на щебнистых склонах и вершинах, реже — в травяных сообществах на береговых склонах, у снежников.

*Alliaceae. Allium schoenoprasum* L. — часто, на пойменных галечниках, в луговых сообществах по берегам рек, местами обильно.

*Salicaceae. Salix arctica* Pall. s. str. — редко, у подножий скал, на пойменных террасах. *S. glauca* L. s. str. — обычно, на суглинистых водоразделах и пойменных террасах, сложенных рыхлыми породами, в кочкарных и бугорковых дриадово-осоковых тундрах. *S. glauca* L. subsp. *callicarpaea* (Trautv.) Böcher — часто, на щебнистых водоразделах, склонах, сухих горных и пойменных террасах. *S. lanata* L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts. — часто, образует кустарниковые сообщества, занимающие значительные площади в нижних частях шлейфов горных склонов, на пойменных террасах. *S. phlebophylla* Anderss. — часто, в щебнистых тундрах на горных склонах и вершинах — на выходах некарбонатных пород. *S. polaris* Wahlenb. — обычно, в нивальных тундрах вблизи снежников, по берегам водотоков, у подножий склонов и скал. *S. pulchra* Cham. — редко, в хорошо увлажненных местообитаниях, но местами доминирует в сырых тундрах. *S. reptans* Rupr. — обычно, доминирует в плакорных ивково-осоково-дриадовых тундрах на суглинистых речных террасах. *S. reticulata* L. — часто, в хорошо увлажненных травяно-кустарничковых тундрах на склонах, уступах террас, в поймах ручьев. *S. rotundifolia* Trautv. s. l. — обычно, часто доминирует на умеренно увлажненных пологих склонах, водоразделах и невысоких горных вершинах, сложенных карбонатными суглинками и щебнем. *S. stolonifera* Cov. subsp. *carbonicola* Petrovsky — очень редко, на делювиальных шлейфах и речных террасах на выходах карбонатных пород.

*Polygonaceae. Oxyria digyna* (L.) Hill. — обычно, в умеренно увлажненных тундрах разных типов; часто — в нивальных и луговых сообществах по берегам ручьев. *Rumex acetosa* L. subsp. *pseudoxyria* Tolm. — обычно, встречается широко: от пойменных галечников до редкотравных тундр на щебнистых склонах и водоразделах. *R. arcticus* Trautv. — обычно, по берегам водотоков и водоемов, в сырых ложбинах на горных шлейфах. *R. graminifolius* Lamb. — очень редко, на выходах сланцевого щебня на древней террасе р. Неизвестной. *Koenigia islandica* L. — обычно, на голых пятнах суглинка в сырых тундрах и на илистых аллювиях. *Bistorta plumosa* (Small) D. Löve — обычно, в травяных сообществах у водотоков, в ложбинах, на местах снежников. *B. vivipara* (L.) S. F. Gray — обычно, встречается широко: от горных склонов и водоразделов до пойменных галечников.

*Portulacaceae. Claytonia arctica* Adams — обычно, в щебнистых и пятнистых кустарничково-разнотравных тундрах. *Claytoniella vassilievii* (Kuzen.) Jurtz. subsp. *petrovskii* Jurtz. et M. Griczuk — редко, в сырых евтрофных тундрах в полосах стока.

*Caryophyllaceae. Stellaria ciliatosepala* Trautv. — обычно, на водоразделах и горных склонах в различных кустарничковых и травяных тундрах. *S. crassifolia*

Ehrh. — очень редко, на сырых аллювиях. *S. crassipes* Hult — часто, на галечниках ручьев и речек. *S. edwardsii* R. Br. — обычно, на щебнистых склонах и вершинах, у скал, на сухих аллювиальных террасах. *S. laeta* Richards. — редко, у водотоков, на береговых склонах. *S. monantha* Hult. — редко, на песчано-галечном аллювии реки. *S. peduncularis* Bunge — редко, на южных склонах древних речных террас. *Cerastium arcticum* Lange — редко, на террасах и береговых склонах южной экспозиции. *C. arvense* L. — обычно, в травяных сообществах на южных склонах, террасах, береговых обрывах. *C. beeringianum* Cham. et Schlecht. s. str. — редко, в пятнистых и травяных тундрах на склонах и древних речных террасах. *C. beeringianum* Cham. et Schlecht. subsp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm. — обычно, в редкотравных щебнистых тундрах на водоразделах и горных вершинах. *C. jenisejense* Hult. — редко, в пойме реки на аллювиях. *C. maximum* L. — редко, в разнотравных группировках на теплых береговых склонах. *C. regelii* Ostenf. — часто, на местах снежников, особенно у подножий древних речных террас. *Sagina intermedia* Fenzl — редко, в пятнистых тундрах разных типов, на аллювиях, у водотоков и снежников. *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell. — редко, в нивальных группировках на местах стаявших снежников. *M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf. — обычно, в щебнистых и травяных тундрах разных типов. *M. rossii* (R. Br.) Graebn. — часто, в щебнистых редкотравных тундрах на водоразделах и склонах, в полосах стока, на аллювиях — только на карбонатных субстратах. *M. rubella* (Wahlenb.) Hiern — обычно, в щебнистых тундрах разных типов, на осыпях, у скал, на речных террасах и галечниках. *Eremogone capillaris* (Poir.) Fenzl — очень редко, на обдуваемых гребнях и склонах невысокой сланцевой гряды. *Silene repens* Patrin — часто, в травяных сообществах на теплых береговых откосах, на осыпях, у скал. *Gastrolychnis angustiflora* Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhan. — редко, в травяных сообществах на береговых откосах, на сухих южных склонах древних речных террас. *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozhan. — обычно, в сырых и умеренно влажных травяных тундрах у водотоков, в сырых ложбинах на горных шлейфах. *G. attenuata* (Farr) Czer. — обычно, в щебнистых редкотравных тундрах на выходах карбонатных пород. *G. involucrata* (Cham. et Schlecht.) A. et D. Löve — обычно, в сухих пятнистых и щебнистых тундрах, на пойменных террасах и осыпях, в травяных тундрах на южных склонах. *G. ostenfeldii* (A. Pors.) Petrovsky — 3 микропопуляции вида отмечены у подножия южных склонов гор Северных и на останцовой скале.

*Ranunculaceae*. *Caltha arctica* R. Br. — обычно, в сырых заболоченных тундрах, по берегам водотоков и водоемов. *C. arctica* R. Br. subsp. *caespitosa* (Schipcz.) Khokhr. — редко, на сырых замоховелых участках поймы. *Anemone richardsonii* Hook. — несколько микропопуляций вида отмечено в луговинах по берегам р. Неизвестной и ее притокам, у подножья скал-останцов в межгорной долине. *Pulsatilla multifida* (G. Pritz.) Juz. — обычно, на сухих береговых склонах и осыпях, иногда — на гребнях невысоких гряд и скалах-останцах. *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge — обычно, на пятнах голого суглинка в сырых евтрофных тундрах в полосах стока. *Batrachium eradicatum* (Laest) Fries — часто, по берегам озерков, на сырых аллювиях и на днищах карстовых депрессий. *Ranunculus affinis* R. Br. — обычно, в травяных тундрах разных типов, реже в кустарничковых сообществах. *R. gmelinii* DC. — редко, по берегам озерков. *R. grayi* Britt. — редко, на щебнистых вершинах, склонах, у скал, на осыпях. *R. hyperboreus* Rottb. s. str. — редко, в сырых депрессиях. *R. nivalis* L. — обычно, в нивальных сообществах у снежников, по берегам водотоков. *R. pygmaeus* Wahlenb. — обычно, там же. *R. sulphureus* C. J. Phipps — редко, во влажных травяных тундрах, на сыром аллювии. *R. turneri* Greene — обычно, местами обилен в травяных тундрах на береговых откосах, реже в ложбинах стока. *Tha-*

*lictrum alpinum* L. — обычно, во всех типах тундр, за исключением переувлажненных.

*Papaveraceae. Papaver calcareum* Petrovsky — редко, на щебнистых вершинах и сухих склонах, на осыпях — только на карбонатных субстратах. *P. chionophilum* Petrovsky — часто, в местах долгого залеживания снега: у подножий склонов, в ложбинах — только на карбонатных субстратах. *P. gorodkovii* Tolm. et Petrovsky — обычно, на делювии и аллювии карбонатных пород: в истоках ручьев, на галечниках и у оснований склонов — на местах снежников. *P. lapponicum* (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm. — обычно, в травяных тундрах на береговых откосах, у снежников — как правило, на выходах некарбонатных пород. *P. multiradiatum* Petrovsky — часто, на щебнистых южных склонах и осыпях — преимущественно на некарбонатных породах. *P. nudicaule* L. subsp. *insulare* Petrovsky — редко, на южных склонах в травяных сообществах. *P. paucistaminum* Tolm. et Petrovsky — часто, в ложбинах стока, только на карбонатных субстратах. *P. polare* (Tolm.) Perf. — обычно, в редкотравных тундрах на щебнистых водоразделах, склонах и галечниках. *P. pulvinatum* Tolm. s. str. — обычно, в травяных сообществах на сухих южных склонах, часто — на осыпях и сухих древних террасах. *P. pulvinatum* Tolm. subsp. *interius* Petrovsky — редко, на южных склонах в остепненных травяных сообществах. *P. radicatum* Rottb. subsp. *occidentale* Lundstr. — обычно, на щебнистых вершинах, склонах и террасах. *P. schamurinii* Petrovsky — часто, на невысоких террасах и склонах в травяных сообществах. *P. uschakovii* Tolm. et Petrovsky — очень редко, на щебнистых склонах и вершинах.

*Brassicaceae. Eutrema edwardsii* R. Br. — обычно, в травяных сообществах по ручьям, у снежников, в сырых поймах. *Braya pilosa* Hook. s. str. — редко, на карбонатных делювиях и аллювиях. *B. pilosa* Hook. subsp. *thorild-wulffii* (Ostenf.) Petrovsky — редко, на шлейфах склонов, сложенных карбонатными породами. *B. purpurascens* (R. Br.) Bunge — обычно, на солифлюкционных делювиальных шлейфах, древних и молодых речных террасах, сложенных карбонатными породами. *Descurainia sophioides* (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz — очень редко, у подножий скал-останцов. *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern. — редко, на щебнистых вершинах, склонах, террасах, у скал, на галечниках. *Cardamine bellidifolia* L. — обычно, встречается во многих тундровых сообществах: от речных пойм до водоразделов и горных склонов. *C. digitata* Richards. — часто, в травяных сообществах по берегам ручьев, в сырых сообществах речных долин. *C. pratensis* L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz — очень редко, в травяно-моховых сообществах по берегам водотоков и водоемов, в сырых депрессиях. *Cardaminopsis septentrionalis* (N. Busch) O. E. Schulz — обычно, в сухих щебнистых тундрах, на осыпях, галечниках, у скал. *Parrya nudicaulis* (L.) Regel s. str. — обычно, в пятнистых и травяно-кустарничковых тундрах от речных террас до горных вершин. *P. nudicaulis* (L.) Regel subsp. *septentrionalis* Hult. — обычно, там же, обилен на карбонатных породах. *Lesquerella arctica* (Wormsk. ex Hornem.) S. Wats. — очень редко, в сухих щебнистых тундрах на выходах карбонатных пород. *Draba alpina* L. — часто, на галечниках, в полосах стока. *D. arctica* J. Vahl — редко, на склонах и уступах древних речных террас. *D. barbata* Pohle — обычно, в щебнистых редкотравных и кустарничковых тундрах на карбонатных субстратах. *D. cinerea* Adams — обычно, в травяных тундрах на теплых склонах, у нор леммингов и песцов, на осыпях, аллювиях, у скал. *D. fladnizensis* Wulf. — редко, в нивальных группировках у снежников. *D. hirta* L. — обычно, на береговых откосах, древних речных террасах, у водотоков. *D. juvenilis* Kom. — часто, по берегам водотоков, у снежников. *D. lactea* Adams — часто, в полосах стока, на сырых пойменных террасах. *D. macrocarpa* Adams — часто, в пятнистых и щебнистых тундрах на склонах и вершинах в местах выходов карбонатных пород. *D. micropetala* Hook. (=*D. oblongata* auct. non R. Br.) — очень редко, в нивальных группировках у снежников. *D. nivalis* Liljebl. — очень редко, в сухих щебнистых тундрах, на осыпях и скалах, как правило — на некарбонатных породах. *D. oblongata* R. Br. (=*D. groenlandica* Ekman) — очень редко, в травяных сообществах вблизи снежников и у скал. *D. palanderiana* Kjellm. — редко, на карбонатных аллювиях и у снежников. *D. parvisiliquosa* Tolm. — редко, на теплых южных склонах в травяных, в том числе тундрово-степных, сообществах. *D. pauciflora* R. Br. — очень редко, в полосах стока и во влажных пятнистых тундрах на склонах и горных террасах. *D. pilosa* DC. — часто, в пятнистых тундрах и на аллювиях рек и ручьев. *D. pseudopilosa* Pohle — часто, в полосах стока, вблизи снежников и на влажных аллювиях. *D. subcapitata* Simm. — часто, встречается широко: от горных вершин и водоразделов до речных пойм, исключая сырые местообитания. *D. tschuktschorum* Trautv. — часто, в местах долгого залеживания снега, реже — на влажных аллювиях. *Cochlearia arctica* Schlecht. ex DC. s. str. — редко, в ложбинах стока. *C. groenlandica* L. — редко, в поймах, вблизи снежников, в сырых ложбинах.

*Crassulaceae. Rhodiola rosea* L. s. l. — обычно, в сухих и умеренно влажных травяных и кустарничковых тундрах: на береговых откосах и осыпях.

*Saxifragaceae. Saxifraga cernua* L. — обычно, в травяных и кустарничковых тундрах у снежников и водотоков, на осыпях и скалах, на аллювиях. *S. cespitosa* L. — обычно, в щебнистых тундрах на водоразделах и склонах, на осыпях, сухих галечниках. *S. firma* Litv. ex A. Losinsk. — обычно, в каменистых и щебнистых тундрах, часто в кассиопово-дриадовых тундрах. *S. foliolosa* R. Br. — часто, на влажных аллювиях, в сырых травяно-моховых тундрах, у водотоков. *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. s. str. — обычно, в травяных тундрах — от сухих кобрезиевых до сырых пушицевых. *S. hirculus* L. — обычно, встречается широко: от сухих редкотравных тундр на водоразделах до сырых пушицевых на склонах и шлейфах. *S. hyperborea* R. Br. — редко, у снежников и на сырых аллювиях. *S. monticola* (Small) Fedde — редко, на сухих щебнистых и каменистых склонах и вершинах. *S. nelsoniana* D. Don — обычно, в травяных тундрах по водотокам, у снежников. *S. nivalis* L. — обычно, в редкотравных тундрах на водоразделах, на склонах, осыпях. *S. oppositifolia* L. subsp. *smalliana* (Engl. et Irmsch.) Hult. — обычно, на карбонатных аллювиях и делювиях, доминирует в редкотравных тундрах на водоразделах и горных склонах. *S. platysepala* (Trautv.) Tolm. — часто, в щебнистых и пятнистых травяно-кустарничковых тундрах. *S. serpyllifolia* Pursh. — обычно, в травяных и кустарничковых тундрах. *S. setigera* Pursh — редко, в щебнистых и пятнистых тундрах на южных склонах и гребнях невысоких гряд. *S. tenuis* (Wahlenb.) H. Smith — редко, у снежников, у подножий склонов и в сырых расщелинах скал. *Chrysosplenium rosendahlii* Packer — редко, в сырых травяных тундрах в полосах карбонатного стока. *C. tetrandrum* (Lund) Th. Fries — редко, у подножий скал-останцов. *C. wrightii* Franch. et Savat. — обычно, в щебнистых и пятнистых тундрах разных типов, часто — в полосах стока.

*Parnassiaceae. Parnassia kotzebuei* Cham. et Schlecht. — редко, по берегам водотоков, у снежников.

*Rosaceae. Potentilla anachoretica* Soják — часто, на сухих южных щебнистых склонах, у скал, реже — в тундрово-степных сообществах. *P. arenosa* (Turcz.) Juz. — редко, там же. *P.× borealis* Soják. — очень редко, там же. *P. crebridens* Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz — обычно, в щебнистых тундрах на склонах и водоразделах. *P. elegans* Cham. et Schlecht. — редко, на скалах и вершинах гор среди каменных россыпей. *P. hyparctica* Malte s. str. — обычно, в различных кустарничковых и травяных тундрах. *P. hyparctica* Malte subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky — редко, вблизи снежников. *P. nivea* L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz. — редко, в травяных сообществах на южных склонах. *P. pulchella* R. Br. — редко, только на солифлюкционных делювиальных шлейфах на карбонатных породах. *P. stipularis* L. — 2 микропопуляции вида отмечены на южных склонах древних речных террас в осочково-разнотравном сообществах. *P. subvahliana* Jurtz. — обычно, в разнотравно-дриадовых тундрах на щебнистых склонах и водоразделах на выходах карбонатных пород. *P.× tikhomirovii* Jurtz. — редко, в травяных сообществах на южных склонах сопок, древних террас, у скал-останцов. *P.× tolmatchevii* Jurtz. et Soják — известна только одна микропопуляция вида, обнаруженная на южном склоне сланцевой гряды в редкотравной группировке. *P.× tomentulosa* Jurtz. — очень редко, на сухих южных склонах древней террасы в тундрово-степной группировке. *P. uniflora* Ledeb. — обычно, в щебнистых тундрах на водоразделах, склонах и горных вершинах. *P. wrangelii* Petrovsky — несколько микропопуляций вида отмечены только на древней террасе и на южных склонах невысоких гряд в долине р. Неизвестной. *Dryas chamissonis* Spreng. ex Juz. — часто, в различных дриадовых тундрах на выходах карбонатных пород. *D. incisa* Juz. — обычно, на сухих южных склонах, гребнях невысоких гряд и увалов, на древних речных террасах. *D. integrifolia* M. Vahl — обычно, широко представлен на выходах карбонатных пород. Часто доминирует, образуя характерные бугорковые тундры в нижних частях и у подножий склонов, а также не менее характерные полигональные дриадовые тундры на водоразделах, террасах и делювиальных шлейфах гор. *D. punctata* Juz. — обычно, на выходах некарбонатных пород доминирует в разных типах дриадовых мохово-лишайниковых сообществ. *Sanguisorba officinalis* L. — часто, в травяных сообществах на береговых склонах.

*Fabaceae*. *Astragalus alpinus* L. subsp. *arcticus* (Bunge) Lindm. — обычно, в травяных и кустарничковых тундрах от водоразделов до пойменных террас и галечников. *A. pseudadsurgens* Jurtz. — редко, на сухих щебнистых склонах, древних террасах, у скал, чаще приурочен к тундрово-степным сообществам южных склонов. *A. tolmaczevii* Jurtz. — редко, на щебнистых склонах и вершинах, на карбонатных делювиях и аллювиях в редкотравных дриадовых сообществах. *A. tugarinovii* Basil. — редко, на щебнистых гребнях невысоких гряд, на пойменных галечниках. *A. umbellatus* Bunge — обычно, в щебнистых разнотравных тундрах на склонах, делювиальных шлейфах, на галечниках ручьев и речек. *Oxytropis czukotica* Jurtz. — часто, в щебнистых разнотравных и травяно-кустарничковых тундрах на склонах, гребнях гряд, речных террасах и водоразделах. *O. gorodkovii* Jurtz. — часто, там же, но только на карбонатных породах. *O. maydelliana* Trautv. s. str. — часто, в щебнистых разнотравных и кустарничковых тундрах, на склонах и террасах. *O. mertensiana* Turcz. — часто, в сырых евтрофных тундрах в полосах стока, реже на пойменных галечниках. *O. middendorffii* Trautv. subsp. *submiddendorffii* Jurtz. — редко, в щебнистых разнотравно-дриадовых тундрах на склонах горной гряды на карбонатных песчаниках. *O. uniflora* Jurtz. — только 2 микропопуляции этого вида обнаружены в верхней (малоснежной) части крутого щебнистого, южного склона гряды на карбонатных песчаниках (Юрцев, 1988). *O. uschakovii* Jurtz. — часто, на сухих южных склонах и древних террасах. *O. wrangelii* Jurtz. — обычно, в травяных и дриадовых тундрах на пологих склонах и шлейфах гор. *Hedysarum dasycarpum* Turcz. — очень редко; вид обнаружен на восточном склоне гряды, сложенной карбонатными песчаниками. *H. hedysaroides* (L.) Schinz. et Tell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz. — редко, в щебнистых травяных тундрах на южных склонах, у подножий скал.

*Onagraceae. Epilobium davuricum* Fisch. ex Hornem. var. *arcticum* (Sam.) Polun. — часто, в умеренно влажных и в сырых евтрофных тундрах в полосах стока, на пятнах голого суглинка. *Chamaenerion latifolium* (L.) Th. Fries et Lange — часто, на береговых склонах, на пойменных галечниках.

*Hippuridaceae. Hippuris* × *lanceolata* Retz. — очень редко, по берегам термокарстовых озерков.

*Apiaceae. Cnidium cnidiifolium* (Turcz.) Schischk. — часто, в травяных тундрах на сухих южных склонах.

*Pyrolaceae. Pyrola rotundifolia* L. var. *grandiflora* (Radius) Fern. — редко, в дриадово-кассиоповой тундре у подножия и в нижних частях южных склонов сланцевой гряды. *Orthilia obtusata* (Turcz.) Hara — 2 изолированные микропопуляции вида отмечены в дриадово-кассиоповой тундре у подножия северного макросклона гор Центральных.

*Ericaceae. Ledum palustre* L. subsp. *decumbens* (Ait.) Hult. — небольшая популяция, выявлена на южных склонах невысокой сланцевой гряды. *Cassiope tetragona* (L.) D. Don — обычно, обилен на дренированных хорошо заснеженных зимой склонах. *Vaccinium uliginosum* L. subsp. *microphyllum* Lange — немногочисленные изолированные микропопуляции вида найдены на уступах и террасах южного склона сланцевой гряды в ивково-дриадово-моховой тундре. *V. vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. — единственная небольшая микропопуляция (вегетативный клон) вида найдена в кассиоповой тундре на южном склоне сланцевой гряды.

*Primulaceae. Primula borealis* Duby — часто, в травяных тундрах, в ложбинах, под береговыми обрывами, у подножий скал-останцов. *P. pumila* (Ledeb.) Pax. (*P. tschuktschorum* auct. non Kjellm) — редко, вблизи снежников, у водотоков. *Androsace chamaejasme* Wulf. subsp. *arctisibirica* Korobkov — часто, в щебнистых травяных тундрах, на сухих террасах и склонах. *A. ochotensis* Willd. ex Roem. et Scxhult. — часто, в щебнистых тундрах на склонах и водоразделах. *A. septentrionalis* L. — часто, на осыпях, у скал, в травяных тундрах на южных склонах, на пойменных галечниках.

*Plumbaginaceae. Armeria maritima* (Mill.) Willd. s. l. — часто, в сухих травяных тундрах.

*Gentianaceae. Gentianella propinqua* (Richards.) Gillent subsp. *arctophila* (Griseb.) Tzvel. — несколько микропопуляций отмечены в травяных сообществах на склонах высоких речных террас. *Comastoma tenellum* (Rottb.) Toyokuni — редко, в травяных сообществах в местах длительного залеживания снега, в тундрово-степных сообществах на южных склонах.

*Polemoniaceae. Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult. — обычно, в травяных сообществах ложбин, у водотоков, на местах снежников, по береговым откосам. *P. boreale* Adams — обычно, в щебнистых тундрах на южных склонах, береговых обрывах, на осыпях, у скал.

*Boraginaceae. Myosotis asiatica* (Vesterg.) Schischk. et Serg. — обычно, в травяных тундрах разных типов — от сухих редкотравных до сырых пушицевых. *Eritrichium sericeum* (Lehm.) DC. subsp. *arctisibiricum* Petrovsky — обычно, на щебнистых гребнях, склонах, перегибах террас.

*Scrophulariaceae. Lagotis glauca* Gaertn. subsp. *minor* (Willd.) Hult. — обычно, в кустарничково-травяных тундрах на пойменных террасах и пологих шлейфах, в полосах стока. *Castilleja elegans* Malte — обычно, в щебнистых кустарничково-травяных тундрах, на пойменных галечниках. *Pedicularis albolabiata* (Hult.) Ju. Kozhevn. — часто, в сырых травяных тундрах в пойме, в мочажинах на горных шлейфах. *P. amoena* Adams ex Stev. — редко, в щебнистых дриадовых тундрах на выходах некарбонатных пород. *P. capitata* Adams — редко, в поймах ручьев и речек, вблизи снежников. *P. hirsuta* L. — редко, в пятнистых разнотравно-ивково-осоковых тундрах на террасах ручьев и речек. *P. interioroides* (Hult.) A. Khokhr. — часто, вдоль водотоков, в нивальных луговинах. *P. langsdorffii* Fisch. ex Stev. — часто, в кустарничково-травяно-моховых тундрах — от речных пойм до водоразделов. *P. novaiae-zemliae* (Hult.) Ju. Kozhevn. — обычно, в умеренно влажных травяных и кустарничково-травяных тундрах на водоразделах. *P. verticillata* L. — обычно, в редкотравных тундрах на водоразделах, в луговинах по берегу р. Неизвестной; реже — у снежников и подножий скал. *P. villosa* Ledeb. ex Spreng. — часто, на дренированных террасах и склонах, на осыпях и галечниках.

*Valerianaceae. Valeriana capitata* Pall. ex Link. — обычно, встречается широко: от щебнистых тундр на водоразделах до сырых травяных тундр.

*Campanulaceae. Campanula tschuktschorum* Jurtz. et Fed. — очень редко, в кустарничково-травяных сообществах на склонах и делювиальных шлейфах. *C. uniflora* L. — обычно, встречается повсеместно, кроме сырых тундр.

*Asteraceae. Aster alpinis* L. — редко, в тундрово-степных сообществах на южных склонах, на осыпях и скалах. *Erigeron compositus* Pursh — редко, на сухих щебнистых, южных склонах карбонатных сланцевых гор. *E. komarovii* Botsch. — обычно, встречается широко: от редкотравных тундр на склонах до пойменных луговин и галечников, реже — на береговых обнажениях и вблизи снежников. *Antennaria friesiana* (Trautv.) Ekman s. str. — редко, в травяных и кустарничково-травяных сообществах. *Artemisia arctica* Less. subsp. *ehrendorferi* Korobk. — обычно, в травяных сообществах ложбин, у водотоков, на местах снежников, по береговым откосам. *A. arctisibirica* Korobk. — очень редко, в травяных сообществах на южных склонах. *A. borealis* Pall. s. str. — обычно, в щебнистых травяных тундрах, на осыпях, галечниках, у скал. *A. borealis* Pall. subsp. *richardsoniana* (Bess.) Korobk. — часто, на скалах, каменистых склонах, осыпях. *A. furcata* Bieb. — часто, в щебнистых травяных и травяно-кустарничковых тундрах на склонах и вершинах увалов. *A. glomerata* Ledeb. — часто, в щебнистых тундрах на осыпях и галечниках. *A. tilesii* Ledeb. — обычно, в луговых сообществах береговых склонов, у подножий гряд и скал-останцов, у нор песцов и леммингов. *Petasites frigidus* (L.) Fries — обычно, в сырых пятнистых травяных и травяно-кустарничковых тундрах на склонах, у водотоков. *P. glacialis* (Ledeb.) Polun. — редко, в умеренно увлажненных местах на склонах, водоразделах и на аллювиях. *Arnica frigida* C. A. Mey. ex Iljin — обычно, в щебнистых и щебнисто-суглинистых сухих травяных и травяно-кустарничковых тундрах на склонах. *A. iljinii* (Maguire) Iljin — часто, в травяных сообществах на южных склонах, береговых обрывах по р. Неизвестной. *Tephroseris atropurpurea* (Ledeb.) Holub — обычно, в умеренно влажных кустарничково-травяных и в сырых травяных тундрах на пологих склонах и террасах. *T. frigida* (Richards.) Holub — часто, в сырых евтрофных тундрах в полосах карбонатного стока. *T. hyperborealis* (Greenm.) Barkalov subsp. *wrangelica* (Jurtz., Korobk. et Petrovsky) Czer. — часто, в редкотравных сообществах на карбонатных субстратах от вершин и водоразделов до пойменных террас. *T. integrifolia* (L.) Holub — редко, в тундрово-степных сообществах на сухих южных склонах и дренированных террасах. *Saussurea tilesii* (Ledeb.) Ledeb. — обычно, в щебнистых травяных и кассиопово-дриадовых тундрах, на пойменных террасах. *Taraxacum arcticum* (Trautv.) Dahlst. — редко, в нивальных тундрах вблизи снежников, реже на водоразделах на голых суглинистых пятнах. *T. ceratophorum* (Ledeb.) DC. — редко, на сухих береговых склонах. *T. hyparcticum* Dahlst. — редко, в щебнисто-суглинистых тундрах на террасах, склонах и делювиальных шлейфах на выходах карбонатных пород. *T. korjakorum* Charkev et Tzvel. — редко, на теплых береговых склонах. *T. lateritium* Dahlst. — часто, на дренированных террасах и южных склонах. *T. lyngeanum* Hagl. — редко, на выходах карбонатных пород — по гребням невысоких гряд, у скал. *T. macilentum* Dahlst. — часто, на пойменных террасах и береговых склонах. *T. nanaunii* Jurtz. — очень редко, в луговых сообществах на южных склонах древних береговых террас. *T. petrovskyi* Tzvel. — очень редко, на щебнистых, южных склонах, у скал. *T. phymatocarpum* J. Vahl — обычно, в щебнистых, травяных и травяно-кустарничковых тундрах на карбонатных субстратах. *T. pseudoalaskanum* Jurtz. (*T. alaskanum* auct. non Rydb.) — редко, вблизи снежников и у водотоков. *T. pseudoplatylepium* Jurtz. (*T. platylepium* auct. non Dahlst.) — редко, в травяных сообществах вблизи снежников, как правило, на карбонатных субстратах. *T. sibiricum* Dahlst. — часто, в травяных сообществах вблизи снежников. *T. tamarae* Charkev. et Tzvel. — редко, на береговых склонах, древних террасах, у скал-останцов, на карбонатных субстратах. *T. tolmaczevii* Jurtz. — очень редко, в пятнистых щебнисто-суглинистых тундрах на террасах, сложенных карбонатными породами. *T. uschakovii* Jurtz. — редко, в травяных сообществах вблизи снежников на карбонатных субстратах. *T.*× *wrangelicum* Tzvel. — очень редко, в нивальных группировках у водотоков, у снежников — на карбонатных субстратах. *Crepis nana* Richards. — редко, на осыпях, галечниках и щебнистых склонах.

Несмотря на то что в других районах о-ва Врангеля нигде подобное видовое разнообразие не отмечено, есть основания предполагать, что на этой территории все же осталось не выявленным еще некоторое количество редких и малозаметных видов.

Установление факторов, определивших богатство современной ЛФ в бассейне р. Неизвестной, уместно начать с рассмотрения группы раритетных таксонов, куда относятся как редкие, так и широко распространенные в Арктике виды, но сохранившиеся на острове в форме малочисленных реликтовых микропопуляций. В составе этой группы следует назвать *Woodsia glabella*, *Phippsia* × *algidiformis*, *Eriophorum brachyanterum*, *Eleocharis acicularis*, *Carex artofusca*, *C. rariflora*, *C. supina* subsp. *spaniocarpa*, *Juncus triglumis*, *Anemone richardsonii*, *Potentilla* × *tolmatchevii*, *P. stipularis*, *Hedysarum dasycarpum*, *Gentianella propinqua* subsp. *arctophila*, которые известны на острове только в данной ЛФ из единичных местонахождений. Сюда же следует отнести и такие виды, как *Calamagrostis purpurascens*, *Poa hartzii*, *Festuca lenensis*, *Elymus alascanus*, *Kobresia simpliciuscula* subsp. *subholarctica*, *K. sibirica*, *Carex duriuscula*, *C. vaginata* subsp. *quasivaginata*, *Stellaria fischeriana*, *S. monantha*, *Eremogone capillaris*, *Gastrolychnis ostenfeldii*, *Descurainia sophioides*, *Chrysosplenium rosendahlii*, *Parnassia kotzebuei*, *Potentilla* × *tomentulosa*, *Astragalus tugarinovii*, *Oxytropis sordida* subsp. *schamurinii*, *Orthilia obtusata*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, *Artemisia arctisibirica*, *Taraxacum lyngeanum*, отмеченные на острове в 2—4 пунктах в виде реликтовых, часто возобновляющихся здесь вегетативным путем, популяций (клонов). Совершенно очевидно, что сохранение на острове перечисленных выше видов оказалось возможным только благодаря наличию экотопов, где непрерывно сохранялись климатические условия, благоприятные для выживания как бореальных, так и арктических видов. В группу раритетов, естественно, попадает и большинство эндемичных видов острова. Уникальные популяции таких таксонов, как *Hierochloë wrangelica*, *Potentilla wrangelii*, *Oxytropis uniflora*, найдены и описаны именно на этой территории. Здесь же отмечены еще 6 эндемиков острова: *Claytoniella vassilievii* subsp. *petrovskyi*, *Tephroseris hyperbo-*

*realis* subsp. *wrangelica*, *Taraxacum nanaunii*, *T. pseudoplatylepium*, *T. tolmaczevii*, *T. uschakovii*, *T.× wrangelicum*. В общей сложности ЛФ ВН включает более 65 видов, встреченных на острове не более чем в 4 пунктах (около 20 % всей ЛФ).

Следует добавить, что в этом же районе произрастает ряд эндемичных (и субэндемичных) для острова таксонов, которые представлены здесь обильными, активными и широко распространенными на острове популяциями: *Poa vrangelica*, *Puccinellia wrightii* subsp. *colpodioides*, *Papaver calcareum*, *P. multiradiatum*, *P. nudicaule* subsp. *insulare*, *P. uschakovii*, *Oxytropis wrangelii*, *O. uschakovii*. Растения этих видов демонстрируют высокую жизненность и толерантность к довольно широкому спектру экотопов (местообитаний).

Характерной особенностью ЛФ ВН является обилие видов-калькареофилов и их активная роль в растительном покрове. Такие виды, как *Salix rotundifolia*, *Saxifraga oppositifolia*. subsp. *smalliana*, *Dryas chamissonis*, *D. integrifolia*, доминируют на больших площадях во многих типах сообществ, а менее обильные, но часто встречающиеся (*Poa abbreviata*, *Festuca baffinensis*, *Elymus vassiljevii*, *Carex membranaceae*, *C. fuliginosa* subsp. *misandra*, *Minuartia rossii*, *Papaver calcareum*, *P. chionophilum*, *P. gorodkovii*, *P. paucistaminum*, *Braya purpurascens*, *Draba barbata*, *Potentilla subvahliana*, *Oxytropis gorodkovii*, *O. uschakovii*, *Pedicularis villosa*), *Tephroseris frigida*, *T. hyperborealis* subsp. *wrangelica*, *Taraxacum phymatocarpum*, образуют специфические сообщества на выходах известьсодержащих пород и на карбонатных почвах делювиальных шлейфов и аллювиальных террас. Химизм материнских пород и сформировавшихся на них почв в известной мере способствовал не только сохранению популяций, но и образованию специфических рас внутри отдельных таксонов, как это имеет место в случае с *Puccinellia wrightii*, *Elymus vassiljevii*, *Salix stolonifera*, *Papaver gorodkovii*, *Tephroseris hyperborealis* и целого ряда представителей рода *Taraxacum*.

Известно, что современная флора о-ва Врангеля есть производное флористических комплексов, существовавших на осушавшемся шельфе Восточно-Сибирского и Чукотского морей, которые заметно преобразовались в связи с последней трансгрессией моря и сопутствующими ей климатическими изменениями. Оценивая ЛФ ВН как наиболее полно сохранившийся локальный флористический комплекс, представляется целесообразным избрать ее в качестве эталона для сравнения с другими изученными ЛФ острова. Это дает возможность детально рассмотреть конкретные причины (исторические или экологические) сохранения, исчезновения (или изначального отсутствия) отдельных таксонов и даже целых эколого-морфологических групп в ЛФ периферической части острова. Ниже мы рассмотрим несколько конкретных примеров сохранения раритетных видов на территории ЛФ ВН.

*Woodsia glabella* — гипоарктомонтанный вид, довольно обычен в арктической Америке и в восточносибирском секторе Арктики от Берингова пролива до дельты р. Лены. Поэтому не исключено, что этот вид будет встречен в других пунктах центральной части о-ва Врангеля, поскольку миниатюрность растения делает его малозаметным. Отмеченное нами местонахождение, несомненно, является реликтовым.

*Calamagrostis purpurascens* — гипоарктический вид, во всех 3 известных на острове местонахождениях произрастает на известняковых скалах-останцах в центральной части острова, что свидетельствует о реликтовом характере его микропопуляций. Подтверждением этого является и крайне угнетенный облик встреченных растений.

*Festuca lenensis* — бореально-степной монтанный вид, основной ареал которого располагается в континентальных районах Восточной Сибири. Отмеченные на острове 4 местонахождения этого вида могут считаться самыми северными в арктической Азии.

*Elymus alaskanus* — 2 микропопуляции вида, распространенного преимущественно на Аляске, на северо-западе Канады и изредка встречающегося на Чукотском п-ове, на о-ве Врангеля, индицируют западные пределы распространения данного таксона.

*Eriophorum brachyantherum* — единственное и, несомненно, реликтовое местонахождение этого гипоаркто-монтанного вида в бассейне р. Неизвестной приурочено к пушицево-осоковому болоту, где в виде реликтовых микропопуляций смогли сохраниться также арктоальпийские *Carex atrofusca*, *Juncus triglumis* и арктический *Carex rariflora*

*Carex supina* subsp. *spaniocarpa* — 4 вегетативных клона этого гипоарктического подвида отмечены на небольшом участке вместе с несколькими клонами бореально-степного *Carex duriuscula* и арктического *Artemisia arctisibirica*, которые вместе представляют своеобразное сочетание реликтов, сохранившееся только здесь.

*Carex vaginata* subsp. *qvasivaginata* — на о-ве Врангеля найдены всего 2 микропопуляции этого гипоарктомонтанного подвида (вторая — в окрестностях бухты Сомнительной — см.: Петровский, 1983). В обоих случаях их реликтовое положение не вызывает сомнений.

*Eremogone capillaris* — одно из 3 известных на острове местонахождений вида в пределах нашей ЛФ представлено малочисленной, но воспроизводящейся семенами популяцией. Это местонахождение индицирует самую северную точку ареала вида в Азии.

*Gastrolychnis ostenfeldii* — 3 микропопуляции вида из 5, отмеченных на острове, находятся на территории ЛФ ВН. Основная часть ареала этого чукотско-западноамериканского вида приходится на северо-запад Канады. Единичные местонахождения вида в дельте р. Колымы и в Чаунской низменности указывают на более широкое его распространение в прошлом на евразийском материке. Местонахождение на о-ве Врангеля — связующее звено между разобщенными континентальными популяциями вида в Азии и в Америке.

*Anemone richardsonii* — единственная известная на острове популяция вида представлена на территории ЛФ несколькими разобщенными клонами, сохранившимися, вероятно, благодаря вегетативному размножению.

*Chrysosplenium rosendahlii* — этот североамериканский вид не найден на евразийском континенте, но на о-ве Врангеля известен по крайней мере из 3 пунктов. В верховьях р. Неизвестной популяция вида достаточно многочисленна и представлена растениями с высокими показателями жизненности.

*Parnassia kotzebuei* — всего 2 местонахождения этого чукотско-американского вида известны на острове: в верховьях рек Неизвестной и Хищников; обе микропопуляции сохранились в местах длительного залеживания снега по берегам холодных водотоков.

*Potentilla stipularis* — представлен 3 микропопуляциями, отстоящими друг от друга на расстоянии 3—4 км. Единственное на острове местонахождение этого вида может служить ярким примером сохранения его на краю ареала в форме реликтовых популяций. Восточная граница ареала этого таксона проходит на Чукотке по р. Амгуэме. На остальной части Чукотского п-ова вид неизвестен. Далее к востоку изолированные местонахождения *P. stipularis* отмечены на севере Аляски (Hulten, 1968) и в Восточной Гренландии.

*P.× tolmachevii* — кроме единственной на острове микропопуляции этого сибирского арктического вида, встреченной в бассейне р. Неизвестной, его местонахождения указываются также в низовьях р. Енисей и на Южном острове архипелага Новая Земля (Арктическая.., 1984).

*Astragagalus pseudadsurgens* — несколько популяций, обнаруженных в бассейнах рек Неизвестной и Мамонтовой, обозначают изолированный фрагмент некогда обширного ареала восточносибирского вида. Ближайшие (и тоже изолированные) его местонахождения находятся на Чукотке — в бассейнах рек Паляваам и Амгуэма.

*Astragalus tolmaczevii* — немногочисленные местонахождения на острове могут рассматриваться как реликтовые, поскольку на большей части фрагментированного ареала этого восточносибирско-западноамериканского вида (Таймыр, низовья рек Оленек и Лена, Аляска, северо-запад арктической Канады) присутствуют крупные локальные и региональные популяции, насчитывающие многие сотни и тысячи растений.

*Hedysarum dasycarpum* — верховья р. Неизвестной — единственное на острове место, где сохранилась небольшая популяция этого восточносибирского континентального вида. Самое восточное местонахождение вида на азиатском материке — в Анюйском нагорье, и поэтому островная популяция, находящаяся на значительном удалении от основного ареала, возможно, индицирует восточные пределы распространения вида в прошлом.

*Orthilia obtusata* — одна из 2 известных на острове микропопуляций вида, отмеченная именно в верховьях р. Неизвестной, представляет собой сильно угнетенный клон, воспроизводящийся вегетативным путем. Реликтовый статус обеих популяций не вызывает сомнений. В аналогичном состоянии здесь отмечаются и клоны *Pyrola rotundifolia*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*.

*Gentianaella propinqua* subsp. *arctophila* — небольшая популяция этого американского вида сохранилась в долине р. Неизвестной и пока является единственной известной в Азии.

*Aster alpinus* — о-в Врангеля — единственная островная территория в Полярном бассейне, где встречается данный вид. В центральной части острова отмечено 4 локальные популяции вида, обозначившие крайние северо-восточные точки ареала в Азии.

*Erigeron compositus* — центральная часть острова является рефугиумом для этого чукотско-американского вида. Здесь найдено по крайней мере 6 локальных популяций, тогда как на Чукотке отмечено лишь 3 местонахождения.

*Artemisia arctisibirica* — 2 микропопуляции вида найдены в бассейне р. Неизвестной и еще несколько клонов обнаружено в районе бухты Сомнительной и в среднем течении р. Гусиной (устное сообщение С. С. Холода).

*Tephroseris hyperborealis* — 4 местонахождения в центральной и южной частях острова обозначают западную границу распространения вида в Азии. Основная часть ареала этого чукотско-западноамериканского таксона охватывает арктические территории Аляски и северо-запада Канады. Изолированные фрагменты ареала прослеживаются в горах юга Аляски и в истоках р. Юкон (Канада), а также на северо-востоке Чукотского п-ова. На о-ве Врангеля вид представлен особой расой — subsp. *wrangelica*.

*Taraxacum korjakorum* — 3 микропопуляции этого сибирского преимущественно арктического вида сохранились в центральной части острова. Эти местонахождения индицируют самые северные точки ареала вида на северо-востоке Азии.

*T. lyngeanum* — крайне редко встречающийся арктический вид, наибольшее число местонахождений которого отмечено на о-ве Врангеля. Ареал вида сильно фрагментирован и кроме о-ва Врангеля включает также архипелаг Новая Земля и северо-восточную часть Чукотского п-ова.

*T. petrovskyi* — известно не более 12 местонахождений вида, из них 4 находятся в центральной части о-ва Врангеля, остальные — на Западной Чукотке.

Сохранение, а в ряде случаев даже процветание перечисленных выше видов на сравнительно небольшой территории в пределах одной локальной флоры позволяет нам проанализировать факторы, определившие появление, существование, а иногда и исчезновение отдельных элементов этого комплекса.

Одним из основных факторов формирования богатейшего флористического комплекса на о-ве Врангеля (как островного в целом, так и ЛФ ВН в частности), безусловно, явились интенсивные геофизические процессы на стыке евразийского и американского континентов, сопровождавшиеся периодическими трансгрессиями и регрессиями моря и соответственно синхронным затоплением и осушением арктического шельфа вокруг территории современного о-ва Врангеля. На осушавшемся шельфе миграции растений происходили по многим направлениям, и через район шельфа, включавший эту территорию, пролегали пути миграций многих видов. Яркой иллюстрацией подобных миграций может служить современный ареал такого таксона, как *Gastrolychnis ostenfeldii*, изолированные местонахождения которого известны в дельте р. Колымы, на о-в Айон, в Анюйском нагорье, на о-ве Врангеля, в дельте р. Маккензи, в окрестностях Большого Медвежьего озера и на о-ве Виктория. Еще один пример — современный ареал восточносибирско-американского вида *Lesquerella arctica*, охватывающий почти все арктические и субарктические территории Северной Америки, а в Азии включающий территории Центрального Таймыра, северной части Средне-Сибирского плато, низовий р. Лены, Кондаковских гор, о-ва Врангеля и восточного побережья Чукотского п-ова. Число подобных примеров очень велико, и эта ситуация заслуживает специального обсуждения. Изолированные фрагменты ареалов растений чаще всего рассматриваются как остатки более обширных в прошлом «исторических» ареалов. Соответственно, такие фрагменты ареалов, в том числе и единичные местонахождения видов, мы вправе рассматривать как своеобразные «реперы», указывающие границы прошлого распространения вида или по крайней мере контуры (очертания) прежних «исторических» ареалов.

В случае с ЛФ ВН мы имеем не просто единичные местонахождения отдельных видов (или их микропопуляций), а зачастую редкие и уникальные сочетания раритетных видов, современное состояние и распространение которых на одной или нескольких арктических территориях свидетельствует о вполне определенных фитогеографических условиях, обеспечивавших миграции, выживание или исчезновение их в определенном районе Арктики. В данном случае уместно говорить о ЛФ ВН как о своеобразном фитогеографическом репере, зафиксировавшем уникальное сочетание видов, относящихся к разным географическим, эколого-ценотическим, таксономическим и иным группам. Именно такие флористические сочетания позволяют отчетливее представить возможные варианты их исторического прошлого на базе имеющихся флористических данных. Например, крайне западные местонахождения таких высокоарктических видов, как *Poa hartzii*, *Braya thorild-woolfii*, *Papaver gorodkovii* и другие, указывают на примерно одновременное проникновение этих видов на данную территорию. Причем современный микроклиматический оптимум для перечисленных видов дает основание предполагать, что подобная миграция, скорее всего, произошла в эпоху господства сухого и прохладного континентального климата. Точно так же крайние восточные местонахождения сибирских таксонов *Lychnis sibirica* subsp. *villosula*, *Papaver pulvinatum*, *Potentilla* × *tikhomirovii*, восточносибирских *Astragalus pseudadsurgens*, *Hedysarum dasycarpum*, *Artemisia arctisibirica* индицируют приблизительно синхронное распространение этих (и некоторых других) видов к востоку, но в иную климатическую эпоху — более теплую и, возможно, более влажную.

Сосредоточение в ЛФ ВН столь разных по экологии и географии видов, пересечение на ее территории границ многих ареалов — все это может быть интерпретировано с разных точек зрения.

Одной из версий может быть предположение о том, что именно в данном районе осушавшегося шельфа происходило соприкосновение нескольких флористических (или флорогеографических) комплексов, сопровождавшееся обогащением местной флоры. Если принять во внимание приведенные выше примеры с пересечением во времени и пространстве границ ряда американских и сибирских видов на территории ЛФ ВН, то такое предположение не лишено оснований. Если привлечь к рассмотрению еще несколько ЛФ о-ва Врангеля, то можно отметить факты, свидетельствующие в пользу предлагаемой гипотезы. Так, на территории ЛФ «р. Мамонтовая—низовья» обнаружены единственные на острове микропопуляции *Claytonia acutifolia*, *Aconitum delphinifolium* и одна из двух известных популяций *Ranunculus pallasii*, а на территории ЛФ «бухта Роджерс» выявлено единственное местонахождение *Ranunculus spitsbergensis*. Эти местонахождения индицируют северный предел распространения каждого из перечисленных видов в восточносибирском секторе Арктики. Первые 3 вида в настоящее время достаточно обычны на противолежащих берегах Чукотского и Восточно-Сибирских морей в большинстве районов севера Чукотки. Проникновение этих видов на территорию острова могло происходить при наличии на осушавшемся шельфе достаточно протяженных пространств, занятых травяными или травяно-кустарничковыми тундрами на умеренно влажных или сырых субстратах. В нескольких ЛФ на востоке острова («бухта Драги», «р. Красный Флаг» и др.) присутствует американский вид (пока не отмеченный на евразийском континенте) *Cardamine purpurea*. Это растение определенно тяготеет к известьсодержащим субстратам, но в то же время предпочтительно селится только в постоянно увлажненных прохладных местообитаниях. Несмотря на то что мощные массивы известьсодержащих палеозойских пород протянулись с востока на запад через весь остров, этот вид за длительный период (соразмерный времени, прошедшему с момента последнего отделения территории острова от материковой суши) не смог проникнуть далее к западу — скорее всего, из-за отсутствия подходящих экотопов. Очень вероятно, что аналогичная судьба, хотя и в силу других препятствующих факторов, сложилась у островной популяции другого американского вида — *Gastrolychnis triflora*, сохранившейся лишь в составе одной ЛФ «бухта Сомнительная». Пока не удалось установить факторы, ограничивающие миграцию этого вида на остальную территорию острова. Возможно, сохранившаяся популяция вида находится в состоянии необратимого угасания (регрессии). Рассмотрение «ориентирной» в то же время ретроспективно-реконструктивной роли лишь нескольких компонентов одной ЛФ уже дает представление о вероятных пределах (широтных и долготных) распространения многих видов на арктическом шельфе. Каждая ЛФ, включающая те или иные сочетания редких видов, является фитогеографическим репером, индицирующим не только границы или контуры ареалов растений, но и соответствующую экологическую обстановку в данном районе. Даже отсутствие в одной из серий исследуемых

ЛФ одного или нескольких раритетных видов может служить сигналом и поводом для более конкретных ретроспективных построений. Детальное рассмотрение многих других исследованных ЛФ о-ва Врангеля и определение их как неповторимых природных комплексов, индицирующих фитогеографическую ситуацию на острове в настоящий момент и в сравнительно недавние предшествующие эпохи, представляется нам делом недалекого будущего.

## Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49583) и программы по Биоразнообразию.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Арктическая* флора СССР. Л., 1984. Т. 9. Ч. 1. С. 320—321.

*Матвеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В.* Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского стационара // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973. С. 7—49.

*Петровский В. В.* Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля // Бот. журн. 1967. Т. 25. № 3. С. 332—343.

*Петровский В. А.* Дополнения к списку растений флоры острова Врангеля // Новости систематики высших растений. 1983. Т. 20. С. 196—199.

*Петровский В. В.* Очерк растительности о. Врангеля // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 742—751.

*Петровский В. В.* Сосудистые растения острова Врангеля: (Конспект флоры). Магадан, 1988. 49 с. (Препринт).

*Секретарева Н. А.* Сообщества кустарниковых ив на острове Врангеля // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 58—64.

*Секретарева Н. А.* Ассоциации сообществ *Salix lanata* subsp. *richardsonii* на острове Врангеля // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 5. С. 47—59.

*Секретарева Н. А.* Тундровые плакорные сообщества в верховьях реки Неизвестной (остров Врангеля) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 99—107.

*Секретарева Н. А.* Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 131 с.

*Юрцев Б. А.* Новый вид рода *Oxytropis* из секции *Baicalis* (*Fabaceae*) и проблема континентальных реликтов во флоре острова Врангеля // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1649—1661.

*Юрцев Б. А., Галанин А. В., Дервиз-Соколова Т. Г.* и др. Флористические находки в Чукотской тундре. 1 // Новости систематики высших растений. 1973. Т. 10. С. 283—324.

*Юрцев Б. А., Галанин А. В., Дервиз-Соколова Т. Г.* и др. Флористические находки в Чукотской тундре. 2 // Новости систематики высших растений. 1975. Т. 12. С. 301—335.

*Юрцев Б. А., Полозова Т. Г., Секретарева Н. А.* Дополнения и уточнения к списку сосудистых растений острова Врангеля // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3. Сообщ. 1. С. 79—88; Т. 94. Вып. 4. Сообщ. 2. С. 116—126.

*Hulten E.* Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford, California, 1968. 1008 p.

## SUMMARY

Information is given about the local flora (LF) of upper reaches of the Neizvestnaya River. It is one of the reaches LFs of Wrangel Island, numbering 330 species and subspecies. The flora is a specific phytogeographical mark (reper) indicating distribution of some ecological-cenotical plant groups. Like other LFs of the central part of the island, it illustrates close geographical connections of Wrangel Island in the past with both American and Eurasian continents. It is this LF where the maximum number of endemic and subendemic species of the island is recorded, among these being such unique ones as *Hierochloë wrangelica, Potentilla wrangelii*, *Oxytropis uniflora*.

УДК 581.524.3 : 581.526.422.3 (407.324)

Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 6

© Н. А. Родионова

# ДИНАМИКА ТРАВЯНОГО ПОКРОВА СЫРОГО ЧЕРНООЛЬШАНИКА ПРИ ИЗМЕНЕНИИ УВЛАЖНЕНИЯ

## N. A. RODIONOVA. DYNAMICS OF THE HERB LAYER IN THE WET ALDER FOREST UNDER WETTING CHANGE

Хопёрский государственный природный заповедник
397418 Воронежская обл., Новохопёрский р-н, с. Варварино
Факс 8 (47353) 48-118
E-mail: naukazap@mail.ru
Поступила 26.06.2007

Приведены данные об изменении видового и экологического состава травостоя черхноольхового леса в пойме р. Хопёр за 11 лет наблюдений, в течение которых свежее увлажнение черноольшаников сменилось переувлажнением. В связи с этим в травяном покрове произошла смена видового состава: доминирование наземных видов сменилось водными растениями. Предполагается восстановление травянистой растительности сырого черноольшаника при уменьшении уровня увлажнения.

Ключевые слова: черноольшаники, смена увлажнения, видовой состав, коэффициент динамичности.

Одна из основных задач заповедников — ежегодный мониторинг различных природных комплексов, оценка динамических процессов в них. Хопёрский государственный природный заповедник (ХГПЗ) известен пойменными, старовозрастными, заболоченными черноольховыми лесами со своеобразным флористическим составом (Цвелёв, 1988). Публикации по динамике черноольховых лесов Воронежской обл. и других регионов посвящены динамике древесного и кустарникового ярусов (Юркевич и др., 1970; Хмелев, 1986; Евстигнеев и др., 1999; Бирюков, 2000; Благодарова, Бирюков, 2005; Бугаев, Мусиевский, 2005) и не затрагивают ежегодной изменчивости травяного покрова. В настоящем сообщении приведены результаты ежегодного (с 1996 по 2006 г.) мониторинга видового и экологического состава травяного покрова сырого черноольхового леса Хопёрского заповедника.

## Методика исследований

Изучение динамики травяного покрова черноольхового леса проводились методом ежегодного описания постоянной ленточной трансекты 1 м шир., заложенной в сыром ольшанике между повышением зрелой поймы р. Хопёр и оз. Ольховым. Длина трансекты 55 м, учет видового состава растений и проективного покрытия (ПП) каждого вида проводился на площадках размером 1 м$^2$. Кроме травянистых растений учитывались ювенильные и имматурные особи кустарников и деревьев, не превышающие по высоте травяной ярус, мхи *Riccia fluitans* L. и *Ricciocarpus natans* (L.) Corda, встречаемость которых в отдельные годы была довольно велика. Обработка материала заключалась в определении встречаемости и среднего проективного покрытия (СПП) видов. Динамичность видового состава травостоя в пределах каждого периода определялась расчетом коэффициента динамичности (D) как отношения числа появившихся, исчезнувших и флуктуирующих (присутствующих не ежегодно) видов к числу постоянных (Титлянова и др., 1993). Этот же коэффициент динамичности как отношения суммы появившихся и исчезнувших видов к числу постоянных применен для расчета отличия видового состава смежных лет (последующего года от предыдущего). Коэффициенты выше единицы мы считали высокими, ниже — низкими.

## Результаты и их обсуждение

### Характеристика трансекты и условия увлажнения местообитания

В месте расположения трансекты в древостое доминирует ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). Формула древостоя 10 Олч, сомкнутость 0.5 (от 0.2 до 0.6), средний диаметр ольхи черной 40 см, высота 25—30 м. Второй ярус — вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.), высота 6—9 м, диаметр до 35 см, растет на приствольных повышениях ольхи черной. Подрост — единичный *Ulmus laevis* до 4 м выс., подлесок отсутствует. На трансекте выражен микрорельеф: пристволовые повышения (кочки) ольхи черной, валеж, низины между пристволовыми кочками. Паводковый поток в изучаемом урочище местами размывал понижения рельефа и пристволовые повышения, откладывал принесенный грунт на других участках, перемещал валежник.

Степень увлажнения трансекты изменялась по годам. В 1996 и 1997 гг. грунт на трансекте в августе, во время описания был свежим, в травяном покрове преобладали *Urtica kioviensis* Rogow., *Carex riparia* Curt. и *Bidens frondosa* L., большинство видов травостоя достигло состояния цветения и плодоношения. В 1998—1999 гг. увлажнение незначительно увеличилось, к началу августа на трансекте оставались влажные низины, недавно освободившиеся от воды и занятые всходами, ювенильными и имматурными особями растений. Переходным по характеру увлажнения можно считать 2000 г., в котором трансекта была залита до августа, низины оставались переувлажненными и позже. В растительном покрове низин было высоким обилие гидрофитов, на обсыхающих участках присутствовали гигрофиты в ювенильном и имматурном состоянии. В 2001 г. трансекта освободилась от воды только к концу августа, но в переувлажненных мочажинах глубина воды достигала 5—7 см, в растительном покрове преобладали гигрофиты. Более сухим был 2002 г., в начале августа воды на поверхности грунта уже не было, но растения в низинах между кочками ольхи черной находились в основном в состоянии всходов, в ювенильном и имматурном состоянии. В 2003—2004 гг. к концу августа на трансекте остались мочажины, заполненные водой до 10—20 см. В 2005 и 2006 гг. ольшаник был залит в течение всего года, вода почти по всей длине трансекты стояла на 20—25 см выше уровня грунта низин. Растительность была представлена покровом *Lemna minor* L., *L. trisulca* L. и *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. в низинах и разреженными группировками видов других экологических групп на повышениях микрорельефа. Характер обводнения трансекты изменялся ежегодно, но для представления материала удобнее условно выделить 3 периода увлажнения: I — свежий (1996—1999 гг.), II — влажный (2000—2002 гг.) и III — переувлажненный (2003—2006 гг.).

### Динамика видового и экологического состава растительности трансекты

За 11 лет наблюдений на трансекте отмечено 60 видов растений, из них 44 (73 %) — многолетники, по 5 (по 8 %) — двулетники и вегетативные однолетники, 6 (10 %) — однолетники. В экологическом спектре преобладали гигрофиты — 19 видов (32 %). Эта группа составлена в основном лугово-болотными и болотно-лесными видами (Цвелёв, 1988). Мезофитов (в основном опушечно-луговые и опушечно-лесные виды) — 15 видов (25 %), гидрофитов (водных) и гигромезофитов — по 13 видов (по 22 %).

Во время свежего периода на трансекте отмечено 47 видов (из них ежегодно — 18), во время влажного периода — 43 (ежегодно — 26), во время переувлажненного — 43 (ежегодно — 19). Самый богатый видовой состав травостоя трансекты — 40 видов — отмечен в наиболее сухом за весь период наблюдения 1996 г., самый бедный — 25 видов — в переувлажненном 2005 г. Присутствие видов их постоянство и средняя встречаемость в различные по увлажнению периоды, приведены в табл. 1.

Из 60 видов, отмеченных на трансекте за все годы наблюдений, 11 встречались только в первом, свежем по увлажнению периоде: по 3 гигрофита и гигромезофита, 5 мезофитов. В их числе были случайные, не свойственные черноольховым, заболоченным лесам (*Crepis tectorum* и *Viola elatior*), которые исчезли до повышения

ТАБЛИЦА 1

Средняя встречаемость и постоянство видов на трансекте в разные периоды увлажнения

| Вид | Средняя встречаемость, % | | | Постоянство, % | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | периоды увлажнения | | | | | |
| | I | II | III | I | II | III |
| **Гидрофиты** | | | | | | |
| *Alisma plantago-aquatica* L. | 2.3 | 3.6 | 0 | 75 | 33 | 0 |
| *Ceratophyllum demersum* L. | 0 | 0 | 4.1 | 0 | 0 | 100 |
| *Hydrocharis morsus-ranae* L. | 0 | 18.2 | 13.6 | 0 | 33 | 100 |
| *Lemna minor* L. | 0 | 89.1 | 47.7 | 0 | 100 | 100 |
| *L. trisulca* L. | 0 | 69.7 | 70.0 | 0 | 100 | 100 |
| *Myriophyllum verticillatum* L. | 0 | 0 | 0.5 | 0 | 0 | 25 |
| *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. | 7.7 | 9.1 | 0 | 75 | 66 | 0 |
| *Riccia fluitans* L. | 8.2 | 55.2 | 0.9 | 75 | 100 | 25 |
| *Ricciocarpus natans* (L.) Corda | 0.5 | 13.9 | 0 | 25 | 100 | 0 |
| *Salvinia natans* (L.) All. | 0 | 18.8 | 9.1 | 0 | 33 | 25 |
| *Spirodela polyrrhyza* (L.) Schleid. | 0 | 58.2 | 39.5 | 0 | 66 | 75 |
| *Stratiotes aloides* L. | 0 | 1.8 | 22.7 | 0 | 33 | 100 |
| *Utricularia vulgaris* L. | 0 | 11.5 | 0.5 | 0 | 33 | 25 |
| **Гигрофиты** | | | | | | |
| *Agrostis stolonivera* L. | 5.9 | 0 | 0 | 100 | 0 | 0 |
| *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (проростки) | 10.0 | 3.0 | 7.3 | 100 | 100 | 100 |
| *Bidens frondosa* L. | 78.2 | 84.8 | 18.6 | 100 | 100 | 100 |
| *Caltha palustris* L. | 8.2 | 10.3 | 4.1 | 75 | 100 | 100 |
| *Carex pseudocyperus* L. | 2.3 | 1.2 | 4.5 | 50 | 66 | 50 |
| *C. riparia* Curt. | 55.9 | 38.2 | 37.7 | 100 | 100 | 100 |
| *Chenopodium polyspermum* L. | 19.5 | 8.5 | 2.7 | 100 | 100 | 100 |
| *Cicuta virosa* L. | 3.6 | 14.5 | 4.1 | 75 | 100 | 75 |
| *Impatiens noli-tangere* L. | 5.0 | 0.6 | 1.8 | 75 | 33 | 50 |
| *Iris pseudacorus* L. | 3.6 | 1.8 | 1.4 | 100 | 100 | 75 |
| *Lycopus europaeus* L. | 23.6 | 32.1 | 20.6 | 100 | 100 | 100 |
| *Myosoton aquaticum* (L.) Moench | 0.5 | 0 | 0 | 25 | 0 | 0 |
| *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. | 9.1 | 14.5 | 9.1 | 100 | 100 | 100 |
| *Rumex hydrolapathum* Huds. | 0.9 | 0 | 0 | 25 | 0 | 0 |
| *Scutellaria galericulata* L. | 7.7 | 8.5 | 6.8 | 100 | 100 | 100 |
| *Sium latifolium* L. | 15.5 | 10.3 | 10.5 | 75 | 100 | 100 |
| *Solanum kitagawae* Schonb.-Ten. | 15.0 | 8.5 | 0.5 | 100 | 100 | 25 |
| *Symphytum tanaicense* Steven. | 13.6 | 17.6 | 0.5 | 100 | 100 | 25 |
| *Urtica kioviensis* Rogow. | 91.4 | 60.6 | 6.8 | 100 | 100 | 50 |

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

| Вид | Средняя встречаемость, % | | | Постоянство, % | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | периоды увлажнения | | | | | |
| | I | II | III | I | II | III |
| **Гигромезофиты** | | | | | | |
| *Calystegia sepium* (L.) R. Br. | 1.8 | 0 | 0.5 | 75 | 0 | 25 |
| *Cardamine amara* L. | 8.6 | 23.6 | 10.1 | 100 | 100 | 100 |
| *Cirsium incanum* (S. G. Gmel.) Firch. | 5.0 | 0 | 0 | 50 | 0 | 0 |
| *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. | 0 | 0 | 1.4 | 0 | 0 | 50 |
| *Galium palustre* L. | 31.4 | 72.1 | 18.6 | 100 | 100 | 100 |
| *Lysimachia nummamularia* L. | 2.3 | 8.5 | 1.8 | 75 | 100 | 50 |
| *L. vulgaris* L. | 1.4 | 0 | 0 | 25 | 0 | 0 |
| *Lythrum salicaria* L. | 0.9 | 1.2 | 0 | 50 | 66 | 0 |
| *Persicaria hydropiper* (L.) Spach | 1.4 | 0.6 | 0.5 | 25 | 33 | 25 |
| *Ranunculus repens* L. | 0.9 | 0.6 | 0.5 | 25 | 33 | 25 |
| *Sonchus uliginosus* Bieb | 0 | 3.0 | 0 | 0 | 33 | 0 |
| *Stachys palustris* L. | 1.8 | 0.6 | 0 | 50 | 33 | 0 |
| *Thalictrum flavum* L. | 0.9 | 0 | 0 | 50 | 0 | 0 |
| **Мезофиты** | | | | | | |
| *Acer tataricum* L. (проростки) | 1.4 | 0 | 0.5 | 25 | 0 | 25 |
| *Barbarea stricta* Andrz. | 1.8 | 2.4 | 0.5 | 75 | 100 | 25 |
| *Carex elongata* L. | 15.0 | 18.2 | 7.7 | 100 | 100 | 100 |
| *Chaiturus marrubiastrum* (L.) Ehrh. ex Reichenb. | 2.3 | 5.5 | 0.5 | 50 | 33 | 25 |
| *Crepis tectorum* L. | 0.9 | 0 | 0 | 25 | 0 | 0 |
| *Galium aparine* L. | 5.0 | 0 | 0 | 50 | 0 | 0 |
| *G. physocarpum* Ledeb. | 1.4 | 2.4 | 0.5 | 50 | 66 | 25 |
| *Glechoma hederacea* L. | 0 | 1.8 | 1.4 | 0 | 66 | 75 |
| *Myosotis caespitosa* K. F. Schultz | 0 | 0 | 0.9 | 0 | 0 | 50 |
| *Quercus robur* L. (проростки) | 1.4 | 0 | 0 | 75 | 0 | 0 |
| *Rubus caesius* L. | 9.1 | 8.5 | 5.5 | 100 | 100 | 100 |
| *Tilia cordata* Mill. (проростки) | 0.9 | 0 | 0 | 50 | 0 | 0 |
| *Ulmus laevis* Pall. (проростки) | 26.8 | 17.0 | 10.5 | 100 | 100 | 100 |
| *Urtica dioica* L. | 13.2 | 18.2 | 7.7 | 100 | 100 | 100 |
| *Viola elatior* Fries | 0.5 | 0 | 0 | 25 | 0 | 0 |

увлажнения трансекты; всходы древесных видов *Quercus robur*, *Tilia cordata*, появлявшиеся на повышениях микрорельефа, и виды, которые могли бы произрастать в условиях черноольшаника (*Myosoton aquaticum*, *Rumex hydrolapathum*), но по различным, часто случайным, причинам позже на трансекте не встречались.

Общими для свежего и влажного периода были 3 гидрофита (*Oenanthe aquatica*, *Alisma plantago-aquatica* и *Ricciocarpus natans*) и 2 гигромезофита (*Lythrum salicaria* и *Stachys palustris*), имевшие очень низкую встречаемость. Только во втором, влажном, периоде встречался *Sonchus uliginosus*. 2 вида (*Calystegia sepium* и всходы *Acer tataricum*) присутствовали с низкой встречаемостью в I и III периоде. Во II и III периодах общими были 8 видов, из которых 7 — свободноплавающие гидрофиты (*Hydrocharis morsus-ranae*, *Salvinia natans* и др.) и встреченный на 1—2 площадках на повышениях микрорельефа мезофит *Glechoma hederacea*. 4 вида — водные, погруженные *Ceratophyllum demersum* и *Myriophyllum verticillatum*, гигромезофит *Filipendula ulmaria* и мезофит *Myosotis caespitosa* (оба вида присутст-

ТАБЛИЦА 2

Коэффициенты динамичности видового состава черноольшаника в периоды различного увлажнения

| | Периоды | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1996—1999 гг. | 2000—2002 гг. | 2003—2006 гг. | 1996—2006 гг. |
| Все экологические группы | 1.61 | 0.65 | 1.26 | 4.00 |
| Гидрофиты | * | 1.75 | 1.00 | * |
| Гигрофиты | 0.58 | 0.14 | 1.00 | 2.80 |
| Гигромезофиты | 4.50 | 1.67 | 2.50 | 5.50 |
| Мезофиты | 2.25 | 0.60 | 1.50 | 2.75 |

Примечание. * — невозможно рассчитать коэффициент динамичности из-за отсутствия постоянных видов.

вовали в ювенильном и имматурном состоянии на принесенном половодьем валеже) отмечены на трансекте только в переувлажненном периоде.

Общими для всех 3 периодов были 29 видов (48.3 % всего состава видов трансекты). В группе постоянно встречающихся видов преобладают гигрофиты (16 видов), 4 вида гигромезофитов и 8 — мезофитов; из гидрофитов — только *Riccia fluitans*. Присутствие гигромезофитов и мезофитов даже в переувлажненном периоде объясняется их произрастанием на повышенных элементах рельефа. 12 видов (20.0 %) имели 100 % постоянство во всех периодах.

Расчет коэффициента динамичности для различных по увлажнению периодов показал, что наиболее динамичными был состав видов растений свежего периода (1996—1999 гг.) — 1.61, что можно объяснить реакцией видов после сухого 1996 г. даже на слабые колебания увлажнения грунта (табл. 2).

Коэффициент динамичности в целом за 11 лет наблюдений довольно высок (4.0), особенно для гигромезофитов (5.5); более низкие показатели у мезофитов — 2.75 и гигрофитов — 2.8. Гигромезофиты — наиболее уязвимая при колебаниях увлажнения группа, виды которой в относительно сухие годы произрастают в протоках, а в периоды высокого обводнения находят приемлемые экологические условия только в средней части пристволовых кочек ольхи черной и на валеже. Мезофиты в условиях сырых ольшаников приурочены к пристволовым повышениям ольхи черной и валежу, которые менее подвержены колебаниям увлажнения, и растения произрастают в зависимости от уровня обводнения то у подножия кочки (в сухие годы), то на ее вершине (в периоды переувлажнения). «Передвижения» видов выражаются чаще всего в появлении всходов и разрастании вегетативноподвижных видов на тех или иных уровнях пристволовых повышений. Показатели коэффициента динамичности гигрофитов свидетельствуют о том, что в сырых ольшаниках это довольно стабильная группа, способная произрастать как в относительно сухих условиях, так и в условиях переувлажнения и менее других зависящая от колебания увлажнения. Для гидрофитов коэффициент динамичности за весь период наблюдений рассчитать невозможно, так как в первом периоде нет видов с постоянством 100 %. Эта группа связана с уровнем обводнения, и лишь небольшое число видов (*Oenanthe aquatica*, *Ricciocarpus natans*, *Riccia fluitans*, *Alisma plantago-aquatica*) способно выдерживать летнее осушение грунта и сохраняться в относительно сухие годы.

Во время свежего периода увлажнение грунта трансекты менялось от сухого до влажного состояния. Динамичность обусловлена изменениями группы гигромезофитов.

Динамичность видового состава в пределах влажного периода (2000—2002 гг.) невелика. Вероятно, это объясняется произошедшей предварительной перестройкой видового состава в первом многоводном 2000 г. после относительно сухого 1999 г., когда исчезло 10 видов и появилось столько же новых, в основном гидрофитов. В дальнейшем, в течение 3-летнего влажного периода, видовой состав был более устойчив в основном за счет гигрофитов.

Во время III периода увлажнение грунта трансекты значительно изменялось от частичного пересыхания в 2003 г. до круглогодичного обводнения в 2005—2006 гг., что стало причиной увеличения динамичности видового состава, в основном за счет группы гигромезофитов (табл. 2).

В годы, пограничные между этими периодами, более заметна смена видового состава отдельных экологических групп, чем динамичность видового состава в целом, не превышающего показателя D = 1. В пограничные годы — 1999—2000 гг., 2002—2003 гг. — прослеживается увеличение (довольно низкого) коэффициента динамичности видового состава в целом относительно предшествующих смежных лет в 1.8—3.4 раза, что в некоторой степени совпадает с изменениями в обводнении ольшаника (табл. 3).

Изменение коэффициента динамичности всех экологических групп в целом обеспечивается в разные годы динамичностью видового состава различных экологических групп. В 1996—1997 гг. резкое увеличение динамичности в общем для травостоя всей трансекты связано в основном с изменением видового состава группы гидрофитов и в меньшей мере гигромезофитов и мезофитов. В 1998 г. из-за увеличения увлажнения ольшаника заметно снизилось общее проективное покрытие травянистой растительности, что позволило появиться всходам некоторых видов, не отмечаемых ранее (*Tilia cordata*, *Galium aparine*) на повышениях микрорельефа или отмечаемых периодически (*Thalictrum flavum*, *Lythrum salicaria*). Вместе с тем исчезли некоторые виды, в засушливый период произраставшие в протоках —

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты динамичности видового состава смежных лет наблюдений

| | Смежные годы наблюдений | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 1996—1997 | 1997—1998 | 1998—1999 | 1999—2000 | 2000—2001 |
| Все экологические группы | 0.08 | 0.68 | 0.46 | 0.83 | 0.56 |
| Гидрофиты | 3.00 | * | 0.50 | 4.50 | 1.20 |
| Гигрофиты | 0.4 | 0.21 | 0.20 | 0.21 | 0.07 |
| Гигромезофиты | 1 | 1.33 | 3.50 | 1.67 | 1.67 |
| Мезофиты | 0.6 | 1.00 | 0.14 | 0.60 | 0.60 |

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

| | Смежные годы наблюдений | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 2001—2002 | 2002—2003 | 2003—2004 | 2004—2005 | 2005—2006 |
| Все экологические группы | 0.16 | 0.54 | 0.38 | 0.41 | 0.65 |
| Гидрофиты | 0.20 | 1.67 | 0.40 | 0.17 | 0.50 |
| Гигрофиты | 0.07 | 0.14 | 0.17 | 0.44 | 0.75 |
| Гигромезофиты | 0.50 | 1.33 | 1.00 | 0.50 | 1.00 |
| Мезофиты | 0.14 | 0.50 | 0.50 | 0.60 | 0.50 |

Примечание. * — постоянные виды гидрофитов отсутствуют.

часть из них больше не отмечалась (*Cirsium incanum*), остальные появились позже, заняв новые местообитания — пристволовые повышения и валеж (*Calystegia sepium*, *Galium physocarpum*, *Barbarea stricta*, *Chaiturus marrubiastrum*).

При переходе от свежего к влажному периоду (1999—2000 гг.) небольшое увеличение показателя динамичности, отмеченное для всех экологических групп в целом, связано с увеличением числа гидрофитов с 2 до 10 из-за усилившегося обводнения и в меньшей степени — гигромезофитов из-за исчезновения ряда видов, ранее произраставших в протоках (*Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus repens*, *Calystegia sepium*), и появления *Persicaria hydropiper*, периодически отмечаемого на трансекте.

В годы, переходные от влажного к переувлажненному периоду (2002—2003 гг.), небольшое увеличение динамичности отмечено для всего травостоя, а также для гидрофитов и гигромезофитов. В результате высокого обводнения ольшаник оказался связан общей водной поверхностью с близлежащими пойменными водоемами, откуда поступали диаспоры гидрофитов, что привело к увеличению числа свободноплавающих видов. Повышение динамичности небольшое по числу видов группы гигромезофитов, количество видов которых увеличилось с 4 до 6, объясняется приносом половодьем бревен с произрастающей на них и ранее отсутствующей на трансекте *Filipendula ulmaria* и периодически отмечаемым *Ranunculus repens*.

В целом за период наблюдений из-за смены увлажнения произошло увеличение доли гидрофитов в 2.8 раза (с 10.0 до 28.6 %); меньше — гигрофитов (с 37.5 до 42.9 %); уменьшение доли мезофитов (с 25.0 до 14.3 %) и гигромезофитов (с 22.5 до 14.3 %).

За 11 лет наблюдений на трансекте доминирование *Urtica kioviensis*, *Bidens frondosa* и *Carex riparia*, сменилось доминированием *Lemna minor*, *L. trisulca* и *Spirodela polyrrhiza* (табл. 4).

Проективное покрытие *Urtica kioviensis* в годы относительно сухого периода на отдельных площадках достигало 99—100 %, в 1999 г. оно снизилось до 85 %. Этот вид не имеет многолетних корневищ, в пойме р. Хопёр переживает зиму и весеннее половодье в состоянии зеленых зимующих побегов (Печенюк, 1993). Если зимующие побеги не сохраняются, то при обсыхании грунта появляются массовые всходы этого вида, что мы наблюдали в 1999 г. (ПП всходов до 80 %) и в меньшем количестве в 2000—2002 гг. Снижение проективного покрытия вида при длительном, устойчивом обводнении трансекты объясняется отсутствием всходов и выносом зимующих побегов *Urtica kioviensis* при усилении в 2005—2006 гг. паводкового потока в месте ее произрастания. Этот вид остался вне трансекты в местах, не затронутых сильным потоком паводковых вод.

Проективное покрытие *Carex riparia* было наибольшим в 1996 г. (до 70 % на отдельных площадках). В дальнейшем при сохранении высокой встречаемости СПП

ТАБЛИЦА 4

Среднее проективное покрытие доминирующих видов, %

| Вид | Годы наблюдений | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2003 | 2004 | 2005 | 2006 |
| *Urtica kioviensis* | 29.2 | 44.8 | 48.2 | 22.4 | 0.1 | 0.7 | 1.4 | 0.5 | 0.1 | 0 | 0 |
| *Carex riparia* | 12.0 | 4.8 | 2.4 | 0.7 | 0.4 | 0.6 | 2.1 | 1.4 | 2.2 | 1.6 | 0.7 |
| *Bidens frondosa* | 13.0 | 3.1 | 4.1 | 3.6 | 1.0 | 0.5 | 0.4 | 0.7 | 0.2 | 0.1 | 1.1 |
| *Spirodela polyrrhiza* | 0 | 0 | 0 | 0 | 11.1 | 0.3 | 0 | 0 | 0.1 | 2.0 | 25.3 |
| *Lemna minor* | 0 | 0 | 0 | 0 | 9.2 | 52.5 | 56.8 | 0.04 | 0.2 | 8.4 | 47.5 |
| *L. trisulca* | 0 | 0 | 0 | 0 | 26.9 | 39.3 | 0.1 | 7.5 | 0.2 | 1.7 | 0.3 |

снижалось, хотя на отдельных площадках ПП сохранялось в 1997 г. до 50 %, в 1998 г. — до 20, в 1999 г. — до 15 %. Можно предположить, что проективное покрытие *Carex riparia* снизилось из-за высокого обилия *Urtica kioviensis* в эти годы. В последние годы снижение проективного покрытия произошло из-за высокого уровня воды на трансекте в течение всего года. Тем не менее этот вид благодаря длинным корневищам способен выдерживать паводковые потоки и размывание грунта во время высокого и активного половодья 2005—2006 гг.

*Bidens frondosa* — сорный вид, активно заселяющий влажные местообитания, в том числе черноольшаники Хопёрского заповедника (Радькова, 1997). Этот однолетник на трансекте в первый год наблюдений достигал высоты 80—140 см при ПП до 80 % на отдельных метровых площадках. В последующие годы СПП снизилось (табл. 4), но на отдельных площадках ПП сохранилось до 40 % (1997 г.), до 60 (1998 г.) и до 32 % (1999 г.). В переувлажненном периоде всходы череды лиственной появляются при частичном обсыхании грунта проток, на кочках ольхи и на валеже. Вид нередко вступает в стадию цветения и плодоношения при высоте 7—10 см. В 2006 г. встречаемость и проективное покрытие увеличилось за счет массового появления всходов вида на принесенном половодьем валеже.

В 2000 г. доминирование перешло к свободноплавающим гидрофитам. Многокоренник обыкновенный доминировал на трансекте в 2000 и 2006 гг., образуя на отдельных площадках ПП до 50 %; ряска малая — в 2000—2002 и 2006 гг. (ПП на отдельных площадках до 100 %); ряска трехдольная — в 2000, 2001, 2003 гг. (ПП до 80 %). Встречаемость и проективное покрытие этих видов в отдельные годы снижались, и они выходили из числа доминантов. Например, в 2004 г. проективное покрытие рясок малой и трехдольной, многокоренника обыкновенного на отдельных площадках не достигало 1 %.

Помимо доминантов, широко распространенных по трансекте, некоторые виды доминировали лишь на отдельных площадках. В первом периоде на отдельных площадках высокое проективное покрытие образовывали *Urtica dioica* (до 90 % в 1997 г.), *Rubus caesius* (до 60 % в 1998 и 2002 гг.), *Galium aparine* (до 40 % в 1999 г.) и др. Во время второго периода доминировали на отдельных площадках *Riccia fluitans* (ПП до 80 % в 2000 г.), *Hydrocharis morsus-ranae* (до 70 % в 2000 г.). Во время третьего, переувлажненного периода — *Ceratophyllum demersum* (ПП до 60 % в 2003 г.), *Stratiote aloides* (до 60 % в 2005 г.), *Lycopus europaeus* (до 70 % в 2004 г. — всходы и взрослые растения на валеже). Пятна, возникающие за счет семенного возобновления растений и из-за вегетативного разрастания клонов и особей, создавали мозаичную фитогенную структуру растительного покрова, существующую зачастую всего 1 год.

## Заключение

Изменения видового, экологического состава и доминантов травостоя черноольшаника в пойме р. Хопёр при смене слабого увлажнения постоянным обводнением можно считать частью циклической сукцессии, поскольку в пойме р. Хопёр выражена ритмика смены высокого и низкого увлажнения территории (Бирюков и др., 1976). Переувлажнение ольшаников со временем сменится низким увлажнением или засухой. Благодаря выраженному в ольшанике микрорельефу в травяном покрове присутствуют виды различных экологических групп, которые при изменении увлажнения, находят условия выживания на различных элементах микрорельефа. Периодические появления всходов видов разных экологических групп из семенных банков в грунте, сохранение корневищ некоторых видов (*Carex riparia*, *Galium physocarpum* и др.) позволяют предположить, что при последующем низком уровне увлажнения местообитаний произойдет восстановление травостоя черноольшаника, близкого к состоянию 1996—1999 гг.

## Благодарности

Приношу искреннюю благодарность Е. В. Печенюк за неоценимую помощь в написании статьи и советы по обработке собранных материалов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бирюков В. И.* Оценка современного состояния и устойчивости насаждений основных лесообразующих пород Хопёрского заповедника // Состояние, изучение и сохранение заповедных природных комплексов лесостепной зоны. Воронеж, 2000. С. 29—34.

*Бирюков В. И., Ланьшин А. С., Степин В. В.* Методика и опыт количественной оценки погодных и гидрологических явлений в Хопёрском заповеднике за период с 1939—1971 гг. // Дубравы Хопёрского заповедника. Ч. 1. Условия местопроизрастания насаждений. Воронеж, 1976. С. 31—55.

*Благодарова Т. А., Бирюков В. И.* Сохранение генофонда ольхи черной в Хопёрском заповеднике // Состояние особо охраняемых природных территорий европейской части России. Воронеж, 2005. С. 199—202.

*Бугаев В. А., Мусиевский А. Л.* Состояние лесного фонда Хопёрского заповедника // Состояние особо охраняемых природных территорий европейской части России. Воронеж, 2005. С. 2003—2006.

*Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Беляков К. В.* и др. Биогеоценотический покров нерусско-деснянского полесья: Механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск, 1999. 176 с.

*Печенюк Е. В.* *Urtica kioviensis* Rogov. в Хопёрском государственном заповеднике // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 8. С. 50—53.

*Радькова Н. А.* Внедрение *Bidens frondosa* в черноольшаники Хопёрского заповеника: Тез. VI молодеж. конф. ботаников в Санкт-Петербурге. СПб., 1997. С. 86.

*Титлянова А. А., Миронычева-Токарева Н. П., Косых Н. П.* Сукцессия растительности // Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск, 1993. С. 14—61.

*Хмелев К. Ф.* Современное состояние и динамика ольшаников в заповедных территориях Центрального Черноземья // Природные ресурсы заповедных территорий, перспективы их охраны в условиях ускоренного научно-технического прогресса: Тез. научно-практ. конф. Воронеж, 1986. С. 98—100.

*Цвелёв Н. Н.* Флора Хопёрского государственного заповедника. Л., 1988. 191 с.

*Юркевич И. Д., Гельтман В. С., Ловчий Н. Ф.* Черноольховые леса Березинского заповедника // Березинский заповедник. Исследования. Вып. 1. Минск, 1970. С. 11—28.

## SUMMARY

The herb layer in the wet alder forest in the floodplain of the Khoper River was described on a permanent transect during 11 years. Wetting of the forest changed from low in 1996 to high in 2005—2006. For the 11 years, 60 plants species were recorded, 12 of them occurred every year. Maximum species number (40) was observed in 1996, minimum number (25) in wet 2005. Species of different ecological groups found suitable conditions on different microsites in years with different wetting. Coefficient of species composition dynamism was determined. Dynamism of hydrophytes and hygromesophytes was higher, than that of hygrophytes and mesophytes. From 1996 to 2006, the share of hydrophytes increased from 10.0 to 28.6 %, that of hygrophytes from 37.5 to 42.9 %; the share of mesophytes decreased from 25.0 to 14.3 % and that of hygromesophytes from 22.5 to 14.3 %. Dominance of *Urtica kioviensis*, *Bidens frondosa* and *Carex riparia* changed for the dominance of *Lemna minor*, *L. trisulca* and *Spirodela polyrrhiza*. This process may be considered as a part of cyclic hydrogenic and climatogenic succession, because the period of low wetting will certainly return. The rhythms of wetting are usual in the Khoper River floodplain. We suppose that future composition of species and dominants will be rather similar to those of 1996—1999.

УДК 634.017 : 881.148,5 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 6

© Т. А. Комарова,[1] О. Ю. Кравченко[2]

# РАЗВИТИЕ *SAMBUCUS RACEMOSA* (*CAPRIFOLIACEAE*) ПОСЛЕ ПОЖАРОВ И РУБОК В ЛЕСАХ ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

T. A. KOMAROVA, O. Yu. KRAVCHENKO.
THE DEVELOPMENT OF *SAMBUCUS RACEMOSA* (*CAPRIFOLIACEAE*) AFTER FIRE AND CUTTING IN THE FORESTS OF THE SOUTHERN SIKHOTE-ALIN

[1] Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН
690022 Владивосток, пр. Столетия Владивостока, 159
Факс 310 193
E-mail: komarova@dvo.ru
[2] Институт лесного хозяйства ПГСХА
692590 Уссурийск, пр. Блюхера, 44
Тел. (Факс) 360 703
E-mail: Kravchenko_olia@list.ru

Поступила 26.02.2007
Окончательный вариант получен 12.07.2007

Рассматриваются особенности биологии, возрастное развитие и продуктивность *Sambucus racemosa* на первых стадиях сукцессий после пожаров и рубок в широколиственно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесах среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня. Установлен запас всхожих семян в подстилке и гумусовом горизонте почвы на участках, подвергавшихся пожарам разной давности и находящихся на ранних, средних и поздних стадиях демутационных сукцессий широколиственно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесов.

Ключевые слова: *Sambucus racemosa*, возрастное развитие, масса надземных и подземных частей, запасы покоящихся семян в почве, Южный Сихотэ-Алинь.

Бузина кистевидная (*Sambucus racemosa* L.) — аэроксильный, вегетативно неподвижный кустарник, 2—4 (5) м выс., с густой кроной. На территории Южного Сихотэ-Алиня ей принадлежит одно из ведущих мест в формировании вторичных сообществ после пожаров и рубки леса. Встречается она также по обочинам дорог, в оврагах и около поселений человека. Под пологом леса произрастает крайне редко и главным образом в местах выворота деревьев. Распространена в европейской части России, Сибири, на Дальнем Востоке (в Хабаровском и Приморском краях, Амурской обл.), а также в Японии и Китае.

Основные публикации посвящены европейским популяциям *Sambucus racemosa*, которые освещают его биологические и морфологические особенности (Истомина, Богомолова, 1991), химический состав и лекарственные свойства (Строгий, 1934; Раздорский, 1949), семенную продуктивность и хранение семян (Минин, 1949; Кречетова и др., 1972; Некрасов, 1973; Евстигнеев и др., 1999), признаки конкурентоспособности и популяционную стратегию (Евстигнеев, Диденко, 2004) и т. д.

Цель настоящей работы — охарактеризовать основные особенности развития растений *Sambucus racemosa* в условиях гарей и вырубок в лесах Южного Сихотэ-Алиня. При этом в задачу исследований входило изучить некоторые вопросы биологии, возрастного развития, продуктивность и запасы жизнеспособных семян, содержащихся в подстилке и почве на участках, пройденных пожаром разной давности.

## Материалы и методика

Исследования проводили в 1975—2005 гг. на территории Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара, расположенного в бассейне р. Правая Соколовка (приток р. Уссури) в пределах 450—1050 м над ур. м. Особенности возрастного развития и продуктивности надземных и подземных частей бузины изучали в экспериментальных зонах постоянных пробных площадей (пр. пл.), заложенных на молодых гарях свежего лианово-разнокустарникового широколиственно-кедрового (пр. пл. 6—1975), периодически сухого лимонниково-лещинного дубово-кедрового (36—1982), влажного широкотравно-осоково-папоротникового широколиственно-кедрово-темнохвойного (пр. пл. 37—1983) и влажного осоково-папоротникового кедрово-темнохвойного (11—1976) лесов, образовавшихся в результате устойчивого низового пожара в период летней засухи 1973 г. и осеннего пожара 1982 г. Кроме того, исследования проводили на сплошной экспериментальной вырубке летом 1976 г. во влажном осоково-папоротниковом кедрово-темнохвойном лесу (пр. пл. 10—1976). Общая характеристика рассматриваемых пробных площадей дана в опубликованных работах (Глаголев и др., 1979; Комарова, 1979, 1980б, 1992б).

Почвы в широколиственно-кедровых и дубово-кедровых лесах бурые горнолесные на делювиальных склоновых отложениях, а под широколиственно-кедрово-темнохвойными и кедрово-темнохвойными лесами — буро-таежные иллювиально-гумусовые на элювиальных и элювиально-делювиальных отложениях (Гавренков, 1977).

В экспериментальных зонах пробных площадей ежегодно или через интервалы в 1—3 года в июле—августе выкапывали по 5—10 особей бузины, у которых в лабораторных условиях определяли абсолютный возраст, возрастное состояние, массу (абс. сух. вещества) надземных и подземных частей и описывали строение вегетативных и генеративных органов.

Для установления динамики надземных частей бузины на гарях и вырубках разного возраста был использован «метод моделей» (Сочава и др., 1962; Игнатьева, 1966; Комарова, 1992а, и др.). С этой целью определяли количество скелетных осей бузины по определенным ступеням высоты. Учет скелетных осей проводили на двух учетных лентах (50 × 4 м), расположенных по диагоналям пробных площадей по следующим ступеням высоты: 0—10, 11—25, 26—50, 51—100, 101—150, 151—200, 201—300 см и т. д., а затем полученные данные переводили на 1 га. Кроме того, были установлены статистические показатели массы модельных экземпляров (в абс. сух. состоянии) соответствующих ступеней высоты. Эти показатели перемножали на общее количество скелетных осей соответствующих ступеней высоты. У отдельных скелетных осей и особей устанавливали площадь листовой поверхности (индекс листовой поверхности) с помощью весового метода стандартной пробы (Ничипорович, 1963).

Подземные органы разделяли на фракции по диаметру: >0.1; 0.1—0.5; 0.5—1.0; 1.0—5.0; >5.0 см и определяли их массу в абсолютно сухом состоянии. Для отдельных особей разного возраста устанавливали соотношение массы надземных (G) и подземных (R) частей.

При выделении определенных возрастных состояний растений была использована классификация Т. А. Работнова (1950) с последующей детализацией ее другими авторами (Уранов, 1975; Смирнова и др., 1976, и др.). В большом жизненном цикле семенных растений, следуя за Т. А. Работновым, нами были выявлены 4 основных периода в развитии бузины: 1 — латентный (покоящееся состояние в виде семян), 2 — виргинильный (от прорастания семени до половозрелого состояния), 3 — генеративный, 4 — сенильный. В прегенеративном периоде выделены 4 возрастных состояния: проростки (p), ювенильные (j), имматурные (im) и виргинильные (v); в генеративном периоде — молодые ($g_1$), средневозрастные ($g_2$) и старые ($g_3$) генеративные; в постгенеративном периоде — субсенильные (ss) и сенильные (s).

Для выявления запаса жизнеспособных семян бузины были взяты образцы подстилки и почвы с 5 участков, подвергавшихся пожару 1, 10, 45, 70 и около 200 лет назад в свежих широколиственно-кедровых и периодически сухих дубово-кедровых лесах. При этом в 20—30 точках каждого участка вырезали монолиты из 3 слоев подстилки ($A_0^{I}$, $A_0^{II}$ и $A_0^{III}$) и верхнего минерального слоя почвы до 14—16 см глубины. Площадь основания монолита составляла около 100 см$^2$. Монолиты разделяли на слои по 2 см и помещали в чашки Петри. Дополнительно в 10—15 точках каждого участка вырезали монолиты 20 × 20 см, которые также разделяли послойно по 2 см и помещали в кюветы. Все почвенные образцы размещали в закрытом неотапливаемом помещении с рассеянным светом и поддерживали в состоянии достаточного увлажнения. Наблюдения за прорастанием семян проводили в течение 3 лет, в зимний период образцы не поливали.

## Результаты и их обсуждение

### Особенности биологии и возрастного развития

К числу важных биологических свойств *Sambucus racemosa* следует отнести высокую семенную продуктивность, дружное прорастание семян на освободившихся после пожаров участках и высокие темпы развития, что способствует быстрому освоению участков с нарушенной растительностью. Генеративная зрелость на освещенных и теплых участках обычно наступает на 3-й год, а на затененных и более прохладных участках — на 4—6-й год. Цветение и олиствение происходят почти одновременно во второй половине мая. Плоды — синкарпные, сочные, ярко-красные костянки шаровидной формы, 3—4 мм в диам., в плотных, яйцевидных или конических гроздьях, созревают во второй половине июля. В плоде обычно находятся 3 косточки яйцевидной формы, сжатые с дорсальной стороны спинки, 2—2.5 см дл., 1—1.5 мм шир., с поперечно морщинистой бугорчатой поверхностью, наверху широко закругленные, внизу суженные в острый носик (рис. 1, *А*). Масса 1 тысячи свежих семян — 1.33 г, абсолютно сухих — 1.15 г (Комарова, 1986). Всхожесть семян, согласно нашим исследованиям, составляет 88 %, по данным В. И. Некрасова (1973) — 86 %. В семенах имеется хорошо развитый эндосперм, клетки которого богаты маслом и белком. В распространении плодов на нарушенных после пожара или рубок территориях активное участие принимают птицы (эндо́орнитохория). Мягкий и сочный мезокарпий привлекает насекомоядных и питающихся сочной мякотью плодов птиц: свиристелей обыкновенного и японского (Bombycilla garrulus L., B. japonica Sieb.), дроздов сизого и бледного (Turdus hortulorum Sclat., T. pallidus Gm.), мухоловки даурской желтоспинной (Muscicapa zanthopydia Hay.), а также всеядных птиц, частично разрушающих мягкие семена: большого пестрого дятла (Dendrocopos major Bechst.), голубой сороки (Cyanopuca cyanus Pall.), сойки (Garrulus glandarius L.) (Нечаев, Назаров, 1967; Turcek, 1961; Нечаев, Нечаев, 1963, 1969; Нечаев, 1974; Омелько, 1979).[1] Семена бузины, прошедшие через желудок насекомоядных и всеядных птиц, имеющих слабую мускулатуру, хорошо сохраняются и под воздействием желудочного сока даже повышают всхожесть (Кернер, 1899).

Прорастание семян может происходить как без предварительного покоя, так и после длительного покоя в почве. При весеннем посеве семян после стратификации всходы появляются через 40—45 дней. При посеве свежесобранных семян в конце июля в лабораторных условиях прорастание их происходит только на следующий год. Согласно литературным данным (Кречетова и др., 1972), в момент физиологической зрелости семена могут прорастать на 18—20-й день. Открытое хранение семян, как и пребывание зрелых семян на кустах, оказывает на них консервирующее действие, и такие семена обычно требуют стратификации в течение 110 дней.

---

[1] Названия птиц приведены по «Каталогу птиц СССР» (Иванов, 1976).

В природных условиях, на гарях и вырубках массовое прорастание семян отмечается главным образом на открытых участках, лишенных подстилки. Учет на разных пробных площадях показал, что максимальное количество проростков бузины — 286 экз. на 50 м$^2$ — появилось на однолетней гари кедрово-темнохвойного леса (пр. пл. 11—1975), меньше — 86 экз. на 50 м$^2$ — на однолетней гари дубово-кедрового леса (пр. пл. 36—1983). При этом на пр. пл. 36—1983 такая численность была отмечена в середине июня, к середине сентября она снизилась до 65. Это можно объяснить сильным конкурентным давлением травянистых растений, обильно разросшихся в первый год на этой гари. На гари кедрово-темнохвойного леса, где не было такого мощного влияния трав, численность проростков, напротив, постепенно возрастала от 162 экз. в середине июня до 286 экз. на 50 м$^2$ в середине сентября. На второй год численность проростков на обеих гарях снизилась до 36 и 10 экз. на 50 м$^2$ соответственно. В последующие годы всходы бузины не были обнаружены.

Дружное появление всходов было отмечено также и на свежих вырубках, на участках с полностью уничтоженной подстилкой и частично нарушенным гумусовым горизонтом.

Проростки в природных условиях начинают появляться с середины мая. Подсемядольная часть их тонкоцилиндрическая, голая. Семядоли овальные, на верхушке закругленные и слегка выемчатые (рис. 1, *Б*). Надсемядольное междоузлие короткое, синевато-красноватое. Через 5—7 дней после раскрытия семядолей появляются первые супротивные широкояйцевидные листья (рис. 1, *В*). На верхушке они заостренные, при основании слабосердцевидные, по краю с 3—5 острыми зубцами с каждой стороны. Еще через 5—7 дней появляется вторая пара супротивных листьев, сходных в общих чертах с первыми листьями, но с более крупными и многочисленными острыми зубцами. Третья пара имеет чаще всего тройчатые листья с удлиненно-яйцевидными боковыми листочками и более крупным средним листочком (рис. 1, *Г*). У последующих листьев постепенно увеличивается число листочков. У всходов бузины хорошо выражен первичный корень, который начинает активно ветвиться по мере формирования новых листьев.

В фазу образования 4—5-й пары листьев запасные питательные вещества семядолей расходуются и они отмирают. С этим моментом связан переход растений в следующую возрастную группу — ювенильных растений (рис. 1, *Д*). На этой стадии происходит дальнейший рост первичного ортотропного побега и более активное развитие боковых корней. Первичные наземные побеги довольно густо опушены оттопыренными волосками и имеют по 3—7 пар супротивных простых, тройчатых и пятерных листьев. Высота первичного побега на молодых гарях широколиственно-кедрового леса достигает 120 см, а на вырубках и обочине дорог средняя высота их редко превышает 15—20 см.

Первичные побеги бузины имеют травянистую структуру и в зимний период отмирают почти до семядольного узла, где закладываются почки возобновления. На второй год одна или реже две почки возобновления трогаются в рост, и начинается формирование ортотропного олиственного побега второго порядка.

На второй год развития на молодых гарях большинство особей бузины находится в возрастном состоянии имматурных растений. Ортотропные олиственные побе-

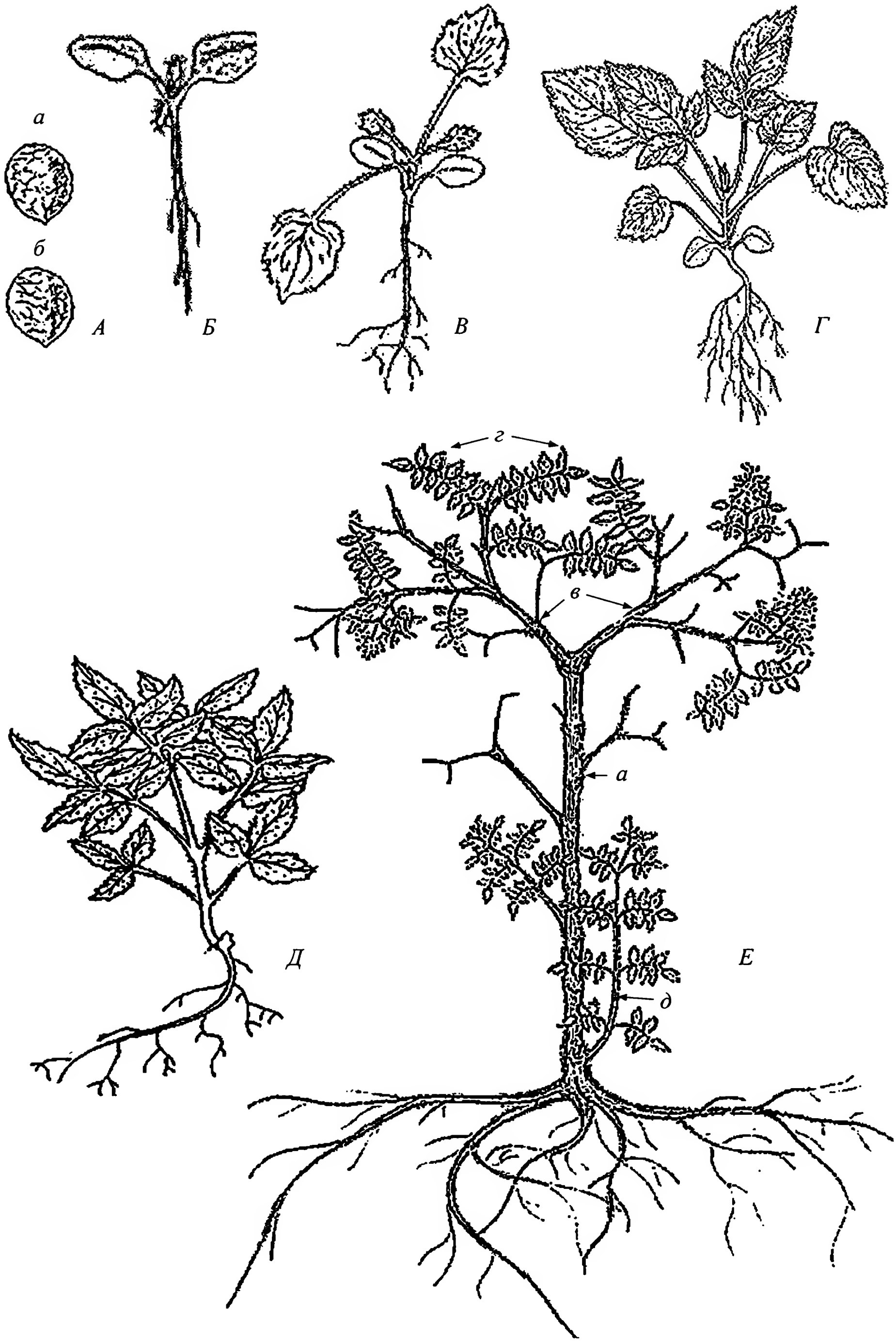


Рис. 1. Этапы онтогенеза *Sambucus racemosa.*

*А* — косточка (*а* — с дорсальной стороны, *б* — с вентральной стороны), *Б* — начало формирования первой пары листьев у всхода, *В* — развитие всхода, *Г* — формирование четвертой пары листьев у всхода, *Д* — двулетнее ювенильное растение, *Е* — старое генеративное древовидное растение (*а* — главная ось — ствол, *в* — побеги ветвления, *г* — побеги дополнения, *д* — побег формирования), *Ж* — средневозрастной генеративный аэроксильный куст (*б* — боковые оси, *в* — побеги ветвления, *г* — побеги дополнения, *д* — побеги формирования).

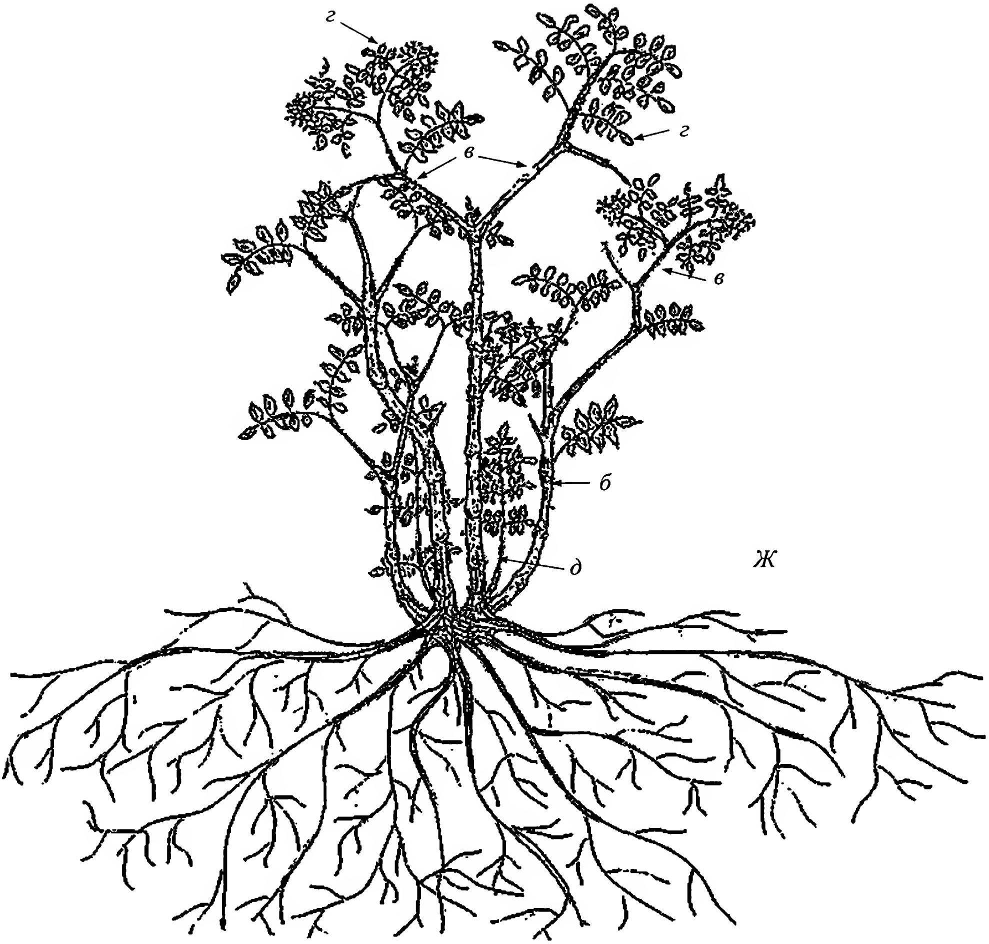


Рис. 1 (*продолжение*).

ги второго порядка растут быстро, и в середине июля средняя высота их составляет 160—180 см. Побеги второго порядка к осени успевают одревеснеть, за исключением верхней части. В то же время в условиях вырубки кедрово-темнохвойных лесов высота этих побегов обычно не превышает 100—120 см, они имеют в основном травянистую структуру и зимой отмирают на значительном своем протяжении.

Начиная с имматурного состояния, онтогенез растений бузины может осуществляться по 2 вариантам. Первый вариант связан с циклом развития главной (материнской) скелетной оси и формированием древовидной формы (деревце; рис. 1, *Е*). Во втором варианте образуется аэроксильный вегетативно-неподвижный кустарник в результате развития боковых (дочерних) осей по типу приземного кущения за счет спящих почек в основании материнской или боковых осей предыдущих порядков (рис. 1, *Ж*).

В процессе онтогенеза растений древовидной формы происходит усложнение системы побегов. За основу мы приняли классификацию побегов, предложенную М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряковым (1977). Система главной оси существует в течение всего жизненного цикла, дополняясь побегами ветвления (рис. 1, *Е*, *в*), образующихся из почек, прошедших только один период покоя, и побегами дополнения (рис. 1, *Е*, *г*), возникающими из спящих почек, покоящихся 2 года и более. Последние равны по длине побегам ветвления или чаще меньше их. Побеги формирования (рис. 1, *Е*, *д*), отличающиеся усиленным ростом и крупными размерами, формируются из спящих почек вначале в кроне, а в конце онтогенеза — в основании ствола. Средневозрастные и старые генеративные деревца имеют утолщенные стволы (до 13—15 см в диам.) и развитую крону. Древовидные особи бузины встречаются редко и развиваются преимущественно в густых молодых насаждениях и в условиях невысокого затенения. Наибольшее количество таких растений было отмечено на гари влажного широколиственно-кедрово-темнохвойного леса (пр. пл. 37—1983), где они росли совместно с быстрорастущими пионерными древесными породами (*Populus tremula*, *Betula platyphylla*, *Salix caprea* и др.) и в течение первых 5 лет почти не уступали им в росте.

Бóльшая часть растений бузины развивается по второму варианту — аэроксильного вегетативно-неподвижного кустарника. Кустовидные имматурные (im) растения имеют 2—3 боковые оси с невысоким порядком ветвления (1—2) и на гарях обычно формируются на 2-м году развития. Виргинильные (v) аэроксильные кусты бузины имеют от 2 до 6 боковых осей с большим порядком ветвления (до 5) и обычно преобладают на 3-м году их развития на гарях. В подземной сфере у im и v особей наряду с развитием главного корня активно развиваются боковые скелетные корни. В дальнейшем главный корень теряет свое лидирующее положение, и корневая система состоит из боковых корней и в меньшей степени придаточных корней, образующихся на базальных частях скелетных осей, прикрытых подстилкой и почвой.

Часть особей третьего года жизни переходит в возрастное состояние молодых генеративных растений ($g_1$). По структуре генеративных побегов бузина относится к растениям со слабо специализированными цветоносными побегами. В нижней, вегетативной, части цветоносные побеги содержат по 2—3 нормально развитых листа, а в верхней части располагается щитковидное соцветие на почти равном по длине ему опушенном оттопыренными волосками цветоносе. Цветоносные побеги чаще всего сосредоточены в верхней части скелетных осей и зимой отмирают почти до основания.

Скорость роста и общий габитус растений бузины в значительной степени зависят от условий произрастания. На молодых гарях, богатых зольными веществами, освободившимися после сгорания растений и подстилки, происходит более активный рост особей бузины на первых этапах их онтогенеза. До генеративного периода растения бузины быстро накапливают вегетативную массу и образуют значительные приросты по высоте. В генеративном периоде бурный вегетативный рост сменяется значительным репродуктивным усилием для создания большого количества семян. Приросты побегов по высоте у средневозрастных генеративных растений составляют в среднем 20—30 см, а у старых генеративных особей начинается отмирание верхушечных побегов и более активно начинают развиваться побеги формирования в основании скелетных осей. Несмотря на усиленный рост приствольных побегов формирования, достигающих 170 см выс., продолжительность их жизни редко превышает 2 года.

Период жизненной кульминации ценопопуляций бузины с преобладанием средневозрастных генеративных растений ($g_2$) отмечался на гарях в широколиственно-кедровом лесу на 4-й год, в широколиственно-кедрово-темнохвойном лесу — на 5-й год, в кедрово-темнохвойном лесу на 7—8-й годы развития растений бузины. Быстрые темпы их развития на гарях широколиственно-кедровых и дубово-кедровых лесов обычно сопровождаются более коротким онтогенезом (7—9 лет) и меньшими размерами (200—250 см). При замедленном развитии и более продолжительном онтогенезе (10—12 лет) в более прохладных условиях на гарях влажных кедрово-темнохвойных лесов особи бузины достигают более крупных размеров (3.5—4 м), а на вырубке кедрово-темнохвойного леса — до 5 м выс. Об увеличении размеров растений некоторых культурных и дикорастущих видов при увеличении длительности их роста и продолжительности жизненного цикла указывали также некоторые авторы (Richards, Kowanagh, 1945; Sinnot, 1945, и др.).

Большая волна развития у ценопопуляций бузины на гарях и вырубках осуществляется фактически однократно. После завершения полного онтогенеза особей первого поколения происходит резкое сокращение их численности.

## Динамика массы надземных и подземных частей в процессе возрастного развития растений

В ходе возрастного развития особей бузины кистистой происходит нарастание массы как надземных, так и подземных частей, достигающих максимума у растений в состоянии $g_2$. Затем по мере старения особей масса надземных и подземных частей уменьшается. Вместе с тем темпы накопления массы в надземной и подземной сферах неодинаковы в зависимости от возраста особей (табл. 1 и 2).

На первых этапах развития особей бузины происходит активное накопление массы как надземных, так и подземных частей, при этом скорость накопления надземной массы, включая и период жизненной кульминации, превышает темпы увеличения массы корней. У растений в состоянии j и im большая часть ассимилятов направляется на формирование листьев, масса которых опережает массу стеблей, имеющих в значительной части своей травянистую структуру. У особей в состоянии v высокая скорость утилизации ресурсов обеспечивается также активным нарастанием площади листовой поверхности. В возрастном состоянии $g_1$ растения накапливают вегетативную массу как в надземной, так и подземной сферах. Масса свежих ягод у них варьирует от 0.5 до 8.7 г, которые формируются на 2—19 генеративных побегах. У $g_2$ растений замедляются процессы накопления вегетативной массы и значительная часть пластических веществ направляется на формирование репродуктивных органов. Общая масса свежих ягод на одном растении в этом возрастном состоянии изменяется от 15.9 до 236.5 г, при этом они находятся на 12—68 генеративных побегах.

Для растений в состоянии $g_3$ характерно снижение общей массы органического вещества как надземных, так и подземных органов. У растений в состояниях ss и s масса надземных и подземных частей резко уменьшается. Вместе с тем темпы накопления и снижения массы в подземной и надземной сферах неодинаковы, что можно проследить по соотношению фитомассы подземных (R) и надземных (G) частей у особей разного возраста. Оно почти прямолинейно увеличивается, достигая максимума у субсенильных (ss) и сенильных (s) особей (табл. 2). При этом в подземной сфере у старых особей основную долю составляют утолщенные базальные части стволиков и крупные скелетные корни. Мелкие же корешки к этому времени отмирают или сохраняются в незначительном количестве на концах крупных корней.

Интенсивность жизненных процессов и темпы накопления органического вещества в надземных и подземных органах растений в значительной степени зависят от условий их произрастания. Так, особи бузины, развивавшиеся на гари широко-

## ТАБЛИЦА 1

Масса надземных частей и площадь листьев *Sambucus racemosa* разного возраста

| Возрастное состояние | Возраст особи, год | Выборка взятых особей | Фитомасса, г абс. сух. вещества |  |  |  |  |  | Площадь листовой поверхности, дм$^2$ |  |  |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
|  |  |  | листья |  |  | ветви и стволики |  |  |  |  |  |
|  |  |  | $\bar{x} \pm m$ | $V$ | $P$ | $\bar{x} \pm m$ | $V$ | $P$ | $\bar{x} \pm m$ | $V$ | $P$ |
| На гари широколиственно-кедрового леса (пр. пл. 6—1975) |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| j | 1 | 19 | 0.69 ± 0.09 | 59.7 | 13.0 | 0.51 ± 0.06 | 56.6 | 12.0 | 0.98 ± 0.14 | 64.3 | 14.6 |
| im | 2—3 | 13 | 20.8 ± 2.1 | 36.7 | 10.2 | 41.4 ± 5.8 | 50.1 | 13.9 | 37.2 ± 3.9 | 38.2 | 10.6 |
| v, $g_1$ | 4—5 | 16 | 40.3 ± 5.4 | 54.1 | 13.5 | 216.0 ± 40.6 | 75.2 | 18.8 | 55.2 ± 7.6 | 55.2 | 13.8 |
| $g_2$ | 6—7 | 20 | 43.0 ± 5.2 | 54.2 | 12.1 | 252.7 ± 41.3 | 73.0 | 16.3 | 61.3 ± 8.1 | 59.1 | 13.2 |
| $g_3$ | 7—8 | 11 | 27.5 ± 6.9 | 80.5 | 15.2 | 158.4 ± 17.7 | 40.3 | 11.2 | 36.9 ± 2.9 | 47.9 | 17.9 |
| ss, s | 8—10 | 12 | 8.8 ± 1.5 | 47.2 | 16.6 | 30.4 ± 3.3 | 30.4 | 10.7 | 12.1 ± 2.1 | 49.0 | 17.4 |
| На вырубке кедрово-темнохвойного леса (пр. пл. 10—1976) |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| j | 1 | 37 | 0.48 ± 0.05 | 65.8 | 10.4 | 0.06 ± 0.01 | 98.0 | 16.2 | 0.87 ± 0.13 | 64.4 | 12.2 |
| im | 2—3 | 12 | 11.8 ± 1.5 | 45.1 | 13.0 | 26.4 ± 3.8 | 52.4 | 15.1 | 18.2 ± 1.6 | 34.2 | 9.9 |
| v | 4—5 | 11 | 91.0 ± 12.7 | 46.2 | 13.9 | 289.1 ± 34.9 | 40.2 | 12.1 | 118.5 ± 20.3 | 56.9 | 17.1 |
| $g_1$ | 6—8 | 15 | 126.3 ± 35.3 | 108.2 | 27.9 | 710.7 ± 192.9 | 105.1 | 27.1 | 135.8 ± 38.9 | 110.9 | 28.6 |
| $g_2$ | 9—12 | 13 | 399.4 ± 61.1 | 46.0 | 15.3 | 2953.0 ± 619.2 | 62.9 | 20.9 | 482.3 ± 92.2 | 57.3 | 19.1 |
| $g_3$ | 12—13 | 10 | 149.8 ± 12.4 | 55.4 | 8.2 | 928.1 ± 107.6 | 57.4 | 12.8 | 103.6 ± 32.6 | 103.4 | 24.5 |
| ss, s | 13—15 | 14 | 25.3 ± 4.9 | 72.4 | 19.4 | 110.4 ± 18.4 | 62.4 | 16.7 | 35.4 ± 6.8 | 72.3 | 19.3 |

## ТАБЛИЦА 2

Структура фитомассы корневой системы и соотношение массы подземных (R) и надземных (G) частей у особей *Sambucus racemosa* разного возрастного состояния

| Возрастное состояние | Возраст особи, год | Масса корней модельной особи | | | Соотношение массы корней, % | | | | | R/G | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | фракции по диаметру, см | | | | | | | |
| | | $\bar{x} \pm m$, г асб. сух. | *V*, % | *P*, % | >0.1 | 0.1—0.5 | 0.5—1.0 | 1.0—5.0 | >5.0 | $\bar{x} \pm m$, г асб. сух. | *V*, % | *P*, % |
| На гари широколиственно-кедрового леса (пр. пл. 6—1975) | | | | | | | | | | | | |
| j | 1 | 0.18 ± 0.03 | 57.4 | 12.6 | 22 | 50 | 28 | — | — | 0.15 ± 0.01 | 33.0 | 6.7 |
| im | 2—3 | 25.6 ± 3.6 | 51.1 | 14.2 | 5 | 52 | 25 | 18 | — | 0.40 ± 0.02 | 19.5 | 5.0 |
| v, $g_1$ | 4—5 | 142.2 ± 22.9 | 16.1 | 16.1 | 2 | 31 | 31 | 29 | 7 | 0.55 ± 0.04 | 25.8 | 6.5 |
| $g_2$ | 6—7 | 210.2 ± 26.2 | 55.8 | 12.5 | 1 | 37 | 26 | 31 | 5 | 0.80 ± 0.08 | 43.6 | 9.7 |
| $g_3$ | 7—8 | 173.9 ± 15.7 | 28.6 | 8.7 | 1 | 8 | 29 | 48 | 14 | 0.94 ± 0.09 | 57.5 | 7.8 |
| ss, s | 8—9 | 59.6 ± 5.6 | 26.8 | 9.5 | 1 | 49 | 17 | 33 | — | 1.73 ± 0.17 | 34.1 | 9.8 |
| На вырубке кедрово-темнохвойного леса (пр. пл. 10—1976) | | | | | | | | | | | | |
| j | 1 | 0.06 ± 0.01 | 81.6 | 13.3 | 33 | 67 | — | — | — | 0.11 ± 0.01 | 45.4 | 9.1 |
| im | 2—3 | 16.9 ± 3.6 | 81.3 | 23.5 | 15 | 17 | 14 | — | — | 0.48 ± 0.1 | 71.0 | 20.4 |
| v | 4—5 | 212.4 ± 26.1 | 40.6 | 12.2 | 3 | 34 | 28 | 35 | — | 0.51 ± 0.03 | 20.4 | 6.2 |
| $g_1$ | 6—8 | 568.9 ± 93.2 | 96.7 | 26.5 | 1 | 12 | 5 | 22 | 60 | 0.69 ± 0.08 | 45.6 | 11.8 |
| $g_2$ | 9—12 | 957.7 ± 184.5 | 57.8 | 19.3 | 2 | 6 | 14 | 44 | 49 | 0.36 ± 0.04 | 38.3 | 10.6 |
| $g_3$ | 11—13 | 805.9 ± 112.3 | 52.8 | 15.9 | 1 | 5 | 17 | 32 | 45 | 0.74 ± 0.09 | 46.8 | 12.3 |
| ss, s | 13—15 | 137.7 ± 18.4 | 50.1 | 13.4 | 1 | 29 | 30 | 50 | — | 1.24 ± 0.1 | 30.2 | 8.2 |

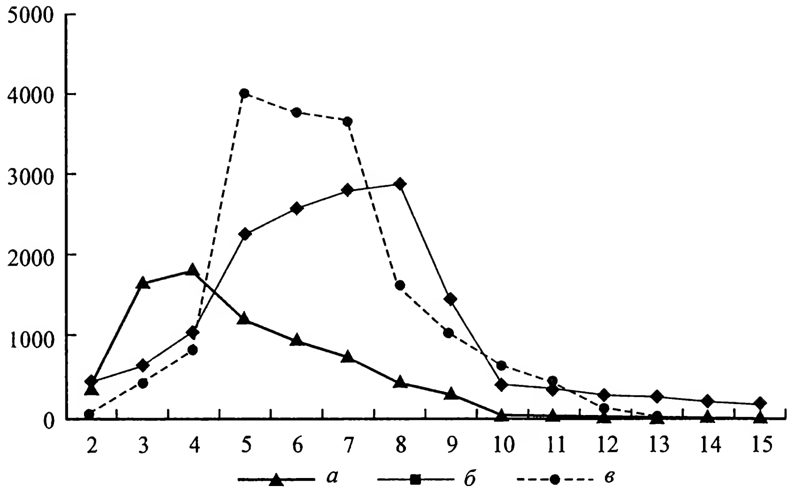


Рис. 2. Изменение массы надземных частей ценопопуляций *Sambucus racemosa* в ходе их развития на гарях.

Здесь и на рис. 3. Леса: *а* — лианово-разнокустарниково-широколиственно-кедровый, *б* — осоково-папоротниково-кедрово-темнохвойный, *в* — широкотравно-осоково-папоротниково-широколиственно-кедрово-темнохвойный. По оси абсцисс — годы после пожара, лет; по оси ординат — масса надземных частей, кг/га абс. сух. вещества.

лиственно-кедрового леса, отличаются ускоренным ростом и более быстрым накоплением массы надземных и подземных частей по сравнению с особями, произраставшими на вырубке кедрово-темнохвойного леса (табл. 1 и 2). Несмотря на это, общая продукция у генеративных растений была значительно выше, чем у таковых на гари широколиственно-кедрового леса. Динамика общей надземной фитомассы ценопопуляций *Sambucus racemosa* на гарях отражена на рис. 2. Наиболее высокая продукция надземных частей ценопопуляции бузины была отмечена на гари влажного широколиственно-кедрово-темнохвойного леса на 5-й год после пожара и составила 3999.3 кг/га абс. сух. вещества, а наименьшая (1826.8 кг/га) — на гари свежего широколиственно-кедрового леса, где пик накопления массы отмечался на 4-й год после пожара.

## Содержание жизнеспособных семян в подстилке и почвах

В состав ценопопуляций *Sambucus racemosa* входят как растущие растения, так и жизнеспособные семена, находящиеся в латентном состоянии в подстилке и почвах. Они выполняют важную роль резерва, который активизируется при нарушении растительного покрова и почвы. Содержание жизнеспособных семян *S. racemosa* в подстилке и верхних слоях почвы было определено в производных и коренных лесных биогеоценозах европейской части СССР (Петров, 1989).

Нами проводилось изучение численности и вертикального распределения в почве всхожих семян *Sambucus racemosa* на 10 участках, подвергавшихся пожарам от 1 до 200 и более лет назад.

Почвенные образцы были отобраны на 2 однолетних гарях, образовавшихся в результате устойчивого низового пожара 1982 г. на месте лимонниково-лещинного дубово-кедрового (пр. пл. 36—1983) и широкотравно-осоково-папоротниково-широколиственно-кедрово-темнохвойного (пр. пл. 37—1983) лесов. Повторно почвенные образцы были взяты на 5-й год после пожара на пр. пл. 37—1983; на 9-й год зарастания гарей, возникших в период летней засухи 1973 г. на месте лианово-разнокустарниково-широколиственно-кедрового леса (пр. пл. 6—1975) и кедрово-темнохвойного леса с березой шерстистой (пр. пл. 11—1975, секция 4); под осиново-березовым лесом (пр. пл. 8—1982), образовавшимся около 45 лет на месте лимонниково-лещинного дубово-кедрового леса; под осиново-березовым лесом, сформировавшимся после пожара около 70 лет назад на месте широколиственно-кедрового леса с разреженным напочвенным покровом (пр. пл. 30—1982); на 2 участках лимонниково-лещинного темнохвойно-кедрового леса, представляющих завершающие стадии послепожарных сукцессий (пр. пл. 3—1974 и 2—1986), а также под осоково-папоротниковым кедрово-темнохвойным лесом (пр. пл. 11—1975, секция 6).

Наблюдение за прорастанием семян проводили в течение 3—5 лет, что позволило установить характер прорастания семян и длительность выхода их из покоя. Как показали результаты этих исследований, в 1-й год проращивания в почвенных образцах появились всходы 86 %, а на второй год — 14 % от всех проросших семян рассматриваемого вида. В последующие годы проростков бузины не было совсем.

Результаты проращивания всхожих семян в почвенных образцах, представленные на рис. 3, показывают, что в подстилке и почве имеется достаточно большой запас всхожих семян бузины кистистой, который существенно изменяется в зависимости от давности пожара. Общая численность всхожих семян бузины в почвенных банках послепожарных дубово-кедровых и широколиственно-кедровых лесов варьирует от 36 экз./м$^2$ на однолетней гари до 52 экз./м$^2$ в 70-летнем послепожарном сообществе. Запасы всхожих семян в почвенных банках послепожарных кедрово-темнохвойных лесов изменяются от 26 на 1-летней гари до 64 на 9-летней. Большое содержание всхожих семян в подстилке и почве на 5—10-летних гарях связано не только с длительным покоем семян, но и с массовым поступлением их с плодоносящих здесь растений.

Общие запасы жизнеспособных семян бузины в подстилке и почве в ходе сукцессий постепенно снижаются, что, очевидно, связано с естественным процессом отмирания и уничтожением какой-то части семян патогенными грибами и почвенными беспозвоночными.

В распределении семян по вертикальному почвенному профилю для каждого участка характерны свои зоны максимальной концентрации. На 1-летних гарях всхожие семена содержатся преимущественно в гумусовом горизонте и близки

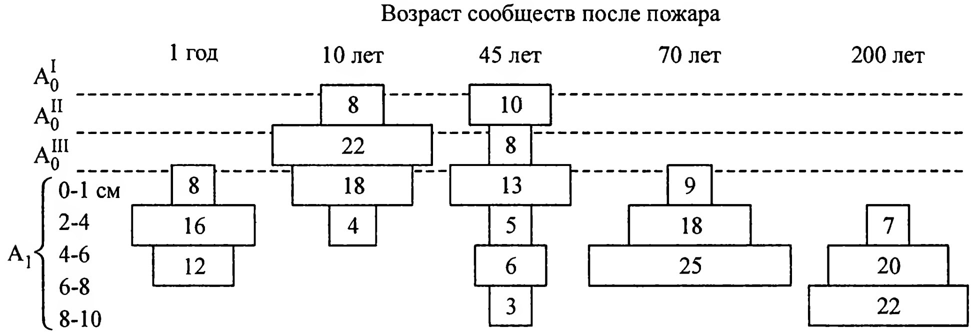


Рис. 3. Распределение всхожих семян (экз./м$^2$) *Sambucus racemosa* в подстилке и верхних слоях почвы на разных этапах послепожарного восстановления широколиственно-кедровых лесов.

по характеру их распространения к допожарным биогеоценозам. Для 10-летних послепожарных осиново-березовых лесов характерна максимальная концентрация семян в подстилке, что, вероятно, связано с пополнением банка семян за счет послепожарного поколения растений бузины. В ходе лесовосстановительных сукцессий зоны максимальной концентрации всхожих семян постепенно перемещаются в более глубокие слои почвы, что согласуется с исследованиями других авторов (Olmsted, Curtis, 1947; Raynal, Bazzaz, 1973; Петров, 1981). Чем глубже залегают семена, тем дольше они покоятся в почве.

Стимулирующую роль для массового прорастания покоящихся в почве семян могут играть такие экологические факторы, как увеличение освещения и почвенного увлажнения (Крокер, 1950; Bazzaz, 1979), повышение температуры (Wright, 1931; Curtis, 1952), а также увеличение нитратов в почве (Harper, 1957; Работнов, 1981). F. Bazzaz (1979) отметил, что приток нитратов в почве может действовать и как «сигнал» для прорастания семян, и как источник питания молодых растений. Весь сложный комплекс прямых и косвенных воздействий огня — уничтожение мощного слоя подстилки и перемещение покоящихся семян ближе к поверхности почвы, повышение на обнаженной поверхности освещенности, влажности, амплитуды температурных колебаний, обогащение почвы элементами минерального питания, устранение действия фитотоксикантов и ослабление корневой конкуренции — служит своеобразным «сигналом» для массового прорастания покоящихся в почве семян и бурной вспышки семенного возобновления.

## Заключение

Таким образом, для *Sambucus racemosa* характерны высокая реактивность, связанная с быстрым освоением нарушенных биогеоценозов, и низкая толерантность, обусловленная коротким временем развития в производных сообществах. Большая волна развития у ценопопуляции бузины в условиях гарей и вырубок осуществляется фактически однократно. При этом скорость роста и интенсивность накопления органического вещества в надземных и подземных органах бузины изменяются в зависимости от условий местопроизрастания. После завершения полного онтогенеза особей первого поколения происходит резкое сокращение численности растений, и при дальнейшем лесовосстановительном процессе ценопопуляции их представлены в латентном состоянии в виде покоящихся семян в почве.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Гавренков Г. И.* К характеристике почв Верхнеуссурийского стационара // Стационарные исследования в лесах Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1977. С. 18—24.

*Глаголев В. И., Григорьев В. И., Ефремов Д. Ф.* и др. Материалы к характеристике лесов Верхнеуссурийского стационара // Экология и продуктивность лесных биогеоценозов. Владивосток, 1979. С. 131—151.

*Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Беляков К. В.* и др. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия / Под ред. О. В. Смирновой. Брянск, 1999. 176 с.

*Евстигнеев О. И., Диденко Е. Г.* Популяционные стратегии видов кустарников // Восточно-европейские леса. М., 2004. Кн. 1. С. 205—224.

*Иванов А. И.* Каталог птиц СССР. Л., 1976. 275 с.

*Игнатьева Л. А.* Продуктивность травостоя лесных ценозов Приобья // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 2. С. 196—209.

*Истомина И. И., Богомолова Н. Н.* Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 68—78.

*Кернер А.* Жизнь растений: в 2 т. СПб., 1899. Т. 1. Форма и жизнь растений. 773 с.

*Комарова Т. А.* Анализ популяций на начальных этапах зарастания гарей // Экология и продуктивность лесных биогеоценозов. Владивосток, 1979. С. 84—104.

*Комарова Т. А.* О некоторых закономерностях вторичных сукцессий (на примере послепожарного лесовосстановительного процесса) // Журн. общ. биологии. 1980а. Т. 41. № 3. С. 397—405.

*Комарова Т. А.* Некоторые особенности развития инициальных видов растений на ранних этапах послепожарных сукцессий // Комплексные исследования лесных биогеоценозов. Владивосток, 1980б. С. 3—18.

*Комарова Т. А.* Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток, 1986. 222 с.

*Комарова Т. А.* Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток, 1992а. 183 с.

*Комарова Т. А.* Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1992б. 224 с.

*Кречетова Н. В., Емлевская А. Г., Сенчукова Г. В.* и др. Семена и плоды деревьев и кустарников Дальнего Востока. М., 1972. 29 с.

*Крокер В.* Рост растений. М., 1950. 360 с.

*Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 159 с.

*Минин Д. Д.* Сбор и хранение семян древесных и кустарниковых пород. М., 1949. 72 с.

*Некрасов В. И.* Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М., 1973. С. 86—112.

*Нечаев В. А.* К распространению и биологии некоторых птиц Нижнего Амура // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1974. С. 45—154.

*Нечаев В. А., Назаров Ю. Н.* О питании некоторых птиц Южного Приморья // Экология млекопитающих и птиц. М., 1967. С. 316—320.

*Нечаев В. А., Нечаев В. А.* Роль птиц в распространении семян бархата амурского // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук, 1963. № 8. Вып. 2. С. 56—61.

*Нечаев В. А., Нечаев В. А.* Материалы к орнитохории представителей семейства аралиевых // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1969. № 5. Вып. 1. С. 56—62.

*Ничипорович А. А.* О путях повышения продуктивности фотосинтеза растений в посевах // Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М., 1963. 125 с.

*Омелько М. А.* О птицах-орнитохорах Южного Приморья // Орнитология. М., 1979. Вып. 14. С. 219—221.

*Петров В. В.* Содержание покоящихся жизнеспособных семян растений в почве некоторых типов хвойного леса // Вестн. Моск. ун-та. Биология. 1981. № 3. С. 3—8.

*Петров В. В.* Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской части СССР. М., 1989. 176 с.

*Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозонах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204.

*Работнов Т. А.* Жизнеспособные семена в составе ценотических популяций как показатель стратегии жизни видов растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 3. С. 68—78.

*Раздорский В. Ф.* Анатомия растений. М., 1949. С. 67—102.

*Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д.* Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М., 1976. С. 14—43.

*Сочава В. Б., Липатова В. В., Горшкова А. А.* Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 4. С. 473—484.

*Строгий А. А.* Деревья и кустарники Дальнего Востока. Их лесоводственные свойства, использование и техническое применение. Хабаровск, 1934. 229 с.

*Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. М., 1975. № 2. С. 7—34.

*Bazzaz F. A.* The physiological ecology of plant succession // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1979. Vol. 10. P. 351—374.

*Curtis J. D.* Effect of pregermination treatments on the viability of Ceanophus seeds // Ecology. 1952. Vol. 33. N 4. P. 577—578.

*Harper J. L.* The ecological significance of dormancy and its importance in weed control // Proc. 4th Intern Congr. Plant Protection, Hamburg, 1957. Vol. 1. P. 415—420.

*Olmsted N. W., Curtis J. D.* Seeds of the forest floor // Ecology. 1947. Vol. 28. N 1. P. 49—52.

*Raynal D. J., Bazzaz F. A.* Establishment of early successional plant populations on forest and prairie soil // Ecology. 1973. Vol. 54. N 6. P. 1335—1341.

*Richard O. W., Kavanagh A. J.* The analysis of growing from // Essays on growth and form. Oxford, 1945. P. 227—229.

*Sinnot E. W.* The relation of growth to size in cucurbit fruits // Amer. J. Bot. 1945. Vol. 42. P. 439—446.

*Turcek F. J.* Ökologische Beziehungen der Vögel und Gehölze // Tschechoslow. Akad. Land. Wiss. Forstl. Versuchsansalt in Banska Stiavnica. 1961. 287 S.

*Wright E.* The effect of high temperatures on seed germination // J. Forestry. 1931. Vol. 29. N 5. P. 542—549.

## SUMMARY

Some peculiarities of biology, age development and productivity of *Sambucus racemosa* plants in biogeocenoses of a middle zone of Southern Sikhote-Alin Mountains damaged by fires and clear cutting are discussed. Researches have been carried out in 1975—2004 on the territory of the Verkhneussuriisky Biocenotic Station located in the Pravaya Sokolovka River basin (tributary of the Ussuri River). Formation and growth of aboveground and underground parts of *S. racemosa* plants are described in relation with their habitat conditions and with a forest recovery course.

УДК 581.8 : 582.263 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 6

## © О. Н. Болдина

# УЛЬТРАСТРУКТУРА *CHLAMYDOMONAS CARRIZOENSIS* (*CHLAMYDOMONADACEAE*, *CHLOROPHYTA*)

O. N. BOLDINA. THE ULTRASTRUCTURE OF *CHLAMYDOMONAS CARRIZOENSIS* (*CHLAMYDOMONADACEAE*, *CHLOROPHYTA*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: olgab1999@mail.ru

Поступила 16.05.2007

Изучена ультраструктура штамма 46.72 SAG, относимого к виду *Chlamydomonas carrizoensis* Deason et Bold. Клетки окружены двуслойной оболочкой и плазмалеммой, имеющей волнистые очертания. Ядро сложное, хромоцентрическое. В цитоплазме выявлены тельца Гольджи, митохондрии с уплощенными кристами, вакуоли четырех типов и гомогенные осмиофильные глобулы. Хлоропласт мелколопастной, сильно рассеченный. Он содержит трехслойную стигму, крахмальные зерна, пластоглобулы, а также один или несколько пиреноидов с уплощенными одиночными тилакоидами и обкладкой из мелких крахмальных зерен. Перфорации в хлоропласте на ультраструктурном уровне не обнаруживаются. Учитывая ультраструктурные особенности *C. carrizoensis*, предлагается его рассматривать в составе рода *Chlamydomonas*.

Ключевые слова: *Chlamydomonas, C. carrizoensis, C. pyrenoidosa, C. chlorococcoides, C. deasonii, Chloromonas carrizoensis*, ультраструктура, таксономическое положение.

Осенью 1958 г. T. Deason и H. Bold выделили из почвы в Техасе хламидомонаду (штамм С-2-4), которая была описана как новый вид *Chlamydomonas pyrenoidosa* Deason et Bold (Deason, Bold, 1960). Однако вскоре авторы обнаружили, что это видовое название уже было использовано для другого вида данного рода, и вид получил новое название — *Chlamydomonas carrizoensis* Deason et Bold (Deason, Bold in Chantanahart, Bold, 1962). Поскольку поправка была дана в примечании к публикации S. Chantanahart и K. C. Bold (1962 : 52), она, по-видимому, не всеми была замечена. И вследствие этого первоначальное название вида было изменено еще и на *Chlamydomonas deasonii* Ettl (Ettl, 1976). Здесь следует отметить, что в первоописании (Deason, Bold, 1960) водоросль характеризовалась как имеющая от 1 до 5 пиреноидов, а в описании *C. deasonii* было указано на наличие в клетках 3—5 пиреноидов. Вид *C. deasonii* так же как и *C. pyrenoidosa* был отнесен к группе *Pleiochloris* рода *Chlamydomonas* (Ettl, 1976, 1983), одной из главных особенностей которой является наличие многочисленных пиреноидов.

Штамм C-2-4 — *Chlamydomonas carrizoensis* (Deason, Bold, 1960) был помещен в коллекцию университета Индианы (Starr, 1964), а позже вместе с другими штаммами оказался в коллекции техасского университета (акроним коллекции UTEX) под номером 968 UTEX (Starr, Zeikus, 1993). В настоящее время водоросль содержится также в коллекциях Геттингенского (Schlösser, 1994) и Токийского (Sugiyama et al., 1998) университетов. Согласно акронимам обеих коллекций, штамм имеет номера и обозначения 46.72 SAG и C-277 IAM.

В 1990 г. в результате ревизии водорослей ряда коллекций, проведенной H. Ettl и U. Schlösser (см. http://www.utex.org/), штаммы 968 UTEX, 46.72 SAG и C-277 IAM были переопределены и отнесены к виду *Chlamydomonas chlorococcoides* Ettl et Schwarz, описанному в 1981 г. (Ettl, 1983). Последний вид принадлежит уже к другой внутриродовой группе, носящей название *Chlorogoniella* (Ettl, 1976, 1983), и характеризуется латерально утолщенным хлоропластом и только одним пиреноидом.

Далее на основании анализа малой субъединицы рРНК штамма 46.72 SAG водоросль была отнесена к роду *Chloromonas* Gobi emend. Pröschold, Marin, Schlösser et Melkonian, и вид соответственно получил название *Chloromonas carrizoensis* (Deason et Bold ) Pröschold, Marin, Schlösser et Melkonian (Pröschold et al., 2001). Диагноз вида был дополнен признаком «наличие многочисленных вырезок и перфораций в хлоропласте». Кроме того, T. Pröschold с коллегами (2001) предложил изменить характеристику рода *Chloromonas* и включить в него часть видов *Chlamydomonas*, а признак наличия или отсутствия пиреноида игнорировать.

Изложенные факты послужили стимулом для выполнения настоящей работы, целью которой является уточнение цитологических и в, частности, ультраструктурных особенностей *Chlamydomonas carrizoensis*. Следует отметить, что сведения о тонкой структуре клеток в группе *Pleiochloris* до сих пор отсутствовали. В то же время работы, где объектами изучения были виды группы *Chlorogoniella* (*Chlamydomonas geitleri, C. baca, C. applanata, C. mantonii, C. proteus*), довольно многочисленны (Ettl, 1965, 1966, 1976; Zarsky et all., 1985; Громов и др., 1977). Поскольку у одноклеточных организмов цитологические признаки важны для таксономии, в задачи настоящего исследования входило уточнение родовой принадлежности данного вида.

## Материал и методика

Штамм 46.72 SAG с видовым названием *Chlamydomonas pyrenoidosa* (Schlösser, 1982) был нам любезно предоставлен в 1985 г. доктором U. G. Schlösser — куратором коллекции водорослей Геттингенского университета. Культуры водоросли выращивали в стандартных условиях (Константинова, 1986) на агаризованной питательной среде N 12 (Schlösser, 1982, 1994). Для изучения в световом и электронном микроскопах использовались 5—7-дневные культуры водоросли в весенний и осенний периоды.

Наблюдения и фотографирование живых клеток проводили с помощью интерференционного микроскопа «Polyvar» с оптикой фазового контраста по Номарскому. Для исследования ультраструктуры клеток материал фиксировали по разработанной нами и описанной ранее методике (Константинова, 1986) и изучали с помощью трансмиссионного электронного микроскопа TESLA BS 500.

## Результаты исследования

**Данные световой микроскопии.** Клетки обычно цилиндрические, закругленные на полюсах, реже эллипсоидные и эллипсоидно-яйцевидные, слегка асимметричные, большей частью подвижные (см. таблицу-вклейку, *1*). Длина клеток колеблется от 14.3 до 21 мкм, ширина — от 5.3 до 12.0 мкм. Клеточная оболочка обычно плотно прилегает к протопласту, но в проксимальной части клетки изредка отстает от протопласта, а в апикальной — образует четкую килевидную папиллу. Хлоропласт чашевидный, с множеством лопастей, иногда с заметными вырезками и перфорациями. Утолщения в хлоропласте располагаются неравномерно, но, как правило, хотя бы одно имеется в экваториальной части хлоропласта.[1] Иногда в центральной части хлоропласта при контакте боковых лопастей образуется своеобразный мостик, вследствие этого хлоропласт приобретает Н-образную форму, характерную для видов группы *Agloë* (Ettl, 1976, 1983). Пиреноиды сферические, различных размеров, как правило, в количестве от 1 до 2—3 и очень редко более (на клетку). Они находятся в утолщениях хлоропласта; в центральном утолщении обычно располагается крупный пиреноид. Стигма сравнительно крупная, выявляется в передней четверти хлоропласта. Ядро экваториальное, чаще несколько смещено к проксимальной части клетки. Жгутики равны или чуть короче длины тела клетки. Сократительных вакуолей 2, они находятся в основании жгутикового аппарата. В результате деления клетки обычно образуются 4 зооспоры. Дочерние клетки в материнской оболочке попарно ориентированы в противоположных направлениях.

**Данные электронной микроскопии.** Клеточная оболочка состоит из двух слоев (см. таблицу-вклейку, *2—7*). Толщина наружного слоя составляет около 0.03 мкм. Наружный слой содержит 3 ламеллы: наружную (темную), едва заметную при малых увеличениях; среднюю (светлую); внутреннюю (отчетливую темную) (см. таблицу-вклейку, *3*, *4*, *7*). В наружном слое оболочки выявляются периодически повторяющиеся элементы, имеющие вид параллельной исчерченности на косых срезах (см. таблицу-вклейку, *3*). Данная структура характерна как для видов *Chlamydomonas*, так и для всех представителей сем. *Chlamydomonadaceae* (Roberts et al., 1972; Болдина, 2000). Толщина внутреннего слоя обычно 0.1—0.5 мкм (см. таблицу-вклейку, *2—9*), на апикальном конце клетки в области папиллы достигает 1.3 мкм (см. таблицу-вклейку, *3*). Он также дифференцирован и состоит из внешнего (образованного плотно упакованными фибриллами) и внутреннего (с рыхлой упаковкой фибрилл) подслоев. Молодые вегетативные клетки практически не имеют внутреннего подслоя (см. таблицу-вклейку, *7*). У более зрелых клеток во внутреннем подслое изредка обнаруживаются мелкие и крупные плотные мембранные образования (см. таблицу-вклейку, *5*).

В культуре встречаются клетки с одной, иногда несколькими утолщенными оболочками и неясным клеточным содержимым. В таких клетках наружный слой оболочки дезинтегрирован, а внутренний однороден (см. таблицу-вклейку, *9*). Подобные клетки описаны на светооптическом уровне у *Chlamydomonas chlorococcoides* как акинеты (Ettl, 1983) и у *Chloromonas carrizoensis* без указания стадии клеточного цикла (Pröschold et al., 2001).

Плазмалемма имеет волнистые очертания (см. таблицу-вклейку, *2—6*). Непосредственно под плазмалеммой, в цитоплазме многих молодых клеток встречаются многочисленные, разнообразные по размерам, гомогенные осмиофильные глобулы, возможно липидные капли (см. таблицу-вклейку, *2*, *4*, *6*, *7*). Такие образования до сих пор у видов *Chlamydomonas* не описывались, но обнаруживались в зооспорах *Asterococcus* (порядок *Tetrasporales*) (Leonardi et al., 2000).

---

[1] Такой тип хлоропласта (в случае с единственным пиреноидом) встречается у клеток *Chlamydomonas* группы *Chlorogoniella* (Ettl, 1976, 1983).

Хлоропласт на срезах выглядит сильно лопастным. Его лопасти иногда представлены отдельными мелкими или крупными фрагментами (см. таблицу-вклейку, *2*, *5*, *6*, *8*). Перфорации в хлоропласте отсутствуют. Он содержит относительно короткие тилакоиды, собранные в пачки, насчитывающие от 3—4 до 8—15 тилакоидов (см. таблицу-вклейку, *7*, *10*).

Погруженные в хлоропласт пиреноиды на срезах имеют однотипное строение (см. таблицу-вклейку, *2*, *5*, *6*, *8*, *10*, *11*). Они состоят из 3 компонентов: обкладки из 5—9 крупных крахмальных зерен, электронноплотной стромы и рассекающих строму тилакоидов (см. таблицу-вклейку, *10*). Тилакоиды уплощенные, одиночные, обычно изогнутые, чаще располагаются в различных направлениях, но иногда почти параллельно друг другу. Число тилакоидов на срезах пиреноида может варьировать от 1—3 до 8 (см. таблицу-вклейку, *5*, *8*, *10*, *11*). Согласно принятой нами классификации (Константинова, Болдина, 2000), пиреноиды такого строения отнесены ко II типу. Структура пиреноида остается довольно устойчивой даже при изменении структуры хлоропласта.

Стигма располагается под оболочкой хлоропласта и состоит из 3 слоев осмиофильных глобул, разделенных одиночными мембранами (см. таблицу-вклейку, *2*, *4*). Трехслойная стигма нечасто встречается у хламидомонад и известна лишь у *C. angulosa* и *C. reinhardtii* (Sager, Palade, 1957; Soto et al., 1979).

Помимо пиреноидов и стигмы в хлоропластах много рибосом, присутствуют крахмальные зерна (около 20 на срез), изредка выявляются пластоглобулы (см. таблицу-вклейку, *2*, *5*, *10*, *11*).

В ядре отчетливо заметен конденсированный хроматин, представленный в виде фрагментированного ободка вдоль внутренней мембраны ядерной оболочки и мелких глыбок, разбросанных по всей кариоплазме (см. таблицу-вклейку, *5*, *11*). Поры в ядерной оболочке располагаются довольно часто, но неравномерно (см. таблицу-вклейку, *11*). Ядрышко занимает центральное положение и чаще всего имеет упорядоченное расположение гранулярного (периферическое) и фибриллярного (центральное) компонентов (см. таблицу-вклейку, *2*, *5*, *11*). В целом ядро характеризуется как сложное хромоцентрическое, наблюдаемое у большинства изученных видов *Chlamydomonas* (Седова, 2002).

Тельца Гольджи центрально расположенные, в количестве 2—7 на срез. Митохондрии представлены многочисленными профилями (10—15 на срез), локализованными вблизи лопастей хлоропласта, вокруг ядра и вблизи базальных тел; кристы в них уплощенные (см. таблицу-вклейку, *5*, *11*). Помимо сократительных выявлено еще 3 типа вакуолей: 1) с электронноплотным содержимым, 2) с мембранными элементами, 3) с фибриллярным содержимым (см. таблицу-вклейку, *5*, *6*, *8*).

## Обсуждение результатов

На основании литературных данных составлена таблица описаний, имеющих отношение к штамму 46.72 SAG (см. таблицу). Наиболее заметные различия в описаниях связаны с признаками «число пиреноидов» и «длина жгутиков», а также с размерами клеток.

Изменения размерных характеристик довольно часто встречаются у клеток, культивируемых на искусственных средах. Меньшие размеры (по сравнению с пер-

Описания *Chlamydomonas carrizoensis* согласно данным разных авторов

| Название таксона | *Chlamydomonas carrizoensis* Deason et Bold | *Chlamydomonas deasonii* Ettl | *Chlamydomonas chlorococcoides* Ettl et Schwarz | *Chloromonas carrizoensis* Pröschold, Marin, Schlösser et Melkonian |
|---|---|---|---|---|
| Источник | Deason, Bold, 1960 (in: Chantanahat, Bold, 1962) | Ettl, 1983 | Ettl, 1983 | Pröschold et al., 2001 |
| Оригинальный рисунок или фотография | Deason, Bold 1960, p. 49, fig. 8, 9; p. 59, fig. 80 | Ettl 1976, p. 663, fig. 155: 6;<br>Ettl 1983, p. 432, fig. 593 | Ettl, Schwartz 1981, p. 115, fig. 1:<br>Ettl 1983, p. 383, fig. 498 | Pröschold et al. 2001, p. 281, fig. m, n |
| Размеры (мкм)<br>— вегетативные клетки<br>— акинеты | 16—27 × 6—23 | 16—27 × 6—23 | 12—18 × 5—10<br>16—23 в сечении | 15—28 × 12—25 |
| Форма клеток | Эллипсоидная, часто асимметричная | Эллипсоидная, эллипсоидно-яйцевидная, часто асимметричная | Вытянутая эллипсоидная, эллипсоидно-цилиндрическая, почти цилиндрическая с прямыми краями, на обоих концах закругленными | Эллипсоидная, эллипсоидно-цилиндрическая |
| Хлоропласт | Чашевидный со случайными вырезками или фиссурами | Чашевидный, крупный, массивный, с неупорядоченными утолщениями, в которых располагаются шаровидные пиреноиды | Пристенный, плащевидный, по длине выстилает почти всю клетку, спереди и сзади образует выемки и складчатые лопасти; с перфорациями и тонкими трещинами; пиреноид — на уровне центра клетки, в утолщении хлоропласта | Чашевидный, пристенный, массивный, с нерегулярными разветвленными перфорациями; пиреноиды расположены беспорядочно |
| Число пиреноидов | 1—5 | 3—5 | 1 | 3—5 в зрелых клетках, 1 — в зооспорах и молодых клетках |
| Стигма | Мелкая, находится в передней части клетки | Мелкая эллипсоидная, в передней 1/4 клетки | Передняя, широко-эллипсоидная | Передняя, эллипсоидная или удлиненная, бледно-красная |
| Расположение ядра в клетке | В задней части | В задней половине | За пиреноидом | Центральное или слегка базальное |
| Длина жгутиков/длина клетки | 1/2—1 | Меньше | Почти в 2 раза больше | Равна |
| Сократительные вакуоли | 2 апикальные | 2 апикальные | 2 апикальные | 2 апикальные |
| Клеточная оболочка | Тонкая | Массивная толстая | Массивная толстая | Тонкая |
| Форма папиллы | Широкозакругленная в одной плоскости, остроугольная в другой | Заостренная, закругленная, в форме лезвия | Закругленная, в виде нароста, расширенного в районе основания жгутиков | Широкоокруглая или отсутствует |
| Число продуктов деления | 2—8, реже больше | — | 4 | 4—8 |
| Группа/род | *Pleiochloris* | *Pleiochloris* | *Chlorogoniella* | Род *Cloromonas* |
| Объект исследования | Почвы Техаса (США), клон С-2-4 | Почвы Техаса (США), клон С-2-4 | Почвы Югославии | Штамм UTEX 968, происходящий от клона С-2-4 |

воописанием) и цилиндрическая форма клеток, наблюдаемых в условиях нашей культуры, согласуются с характеристиками, приводимыми H. Ettl (1983) для *C. chlorococcoides*.

Форма хлоропласта у представителей рода *Chlamydomonas* тесно связана с числом пиреноидов и определяет принадлежность вида к той или иной группе *Chlamydomonas*. Собственные наблюдения штамма 46.72 SAG показали, что хлоропласты имеют разную форму. Хлоропласты с заметным боковым утолщением характерны для хламидомонад из группы *Chlorogoniella* и для вида *C. chlorococcoides* соответственно. Хлоропласты в виде Н-образного мостика в экваториальной части клетки ставят вопрос о принадлежности данной водоросли к группе *Agloë*. Но только наблюдение хлоропластов с 3—5 утолщениями и соответствующим числом пиреноидов дает возможность рассматривать этот вид в пределах группы *Pleiochloris*.

Отмечаемые на светооптическом уровне перфорации хлоропластов не обнаруживаются на электронно-микроскопических снимках. Они представляют собой тесно сомкнутые мелкие лопасти сильно рассеченного чашевидного хлоропласта. Поэтому аргумент T. Pröschold с коллегами (2001) о дополнении оригинального диагноза вида *C. carrizoensis* (Deason et Bold, 1960) признаком «наличие многочисленных вырезок или перфораций хлоропласта» и о выделении этого признака как основного критерия для переноса ряда видов *Chlamydomonas* в род *Chloromonas* (в частности, для *Chlamydomonas carrizoensis*) является неубедительным.

Тип пиреноида (II), выявленный у описанного штамма, никогда не обнаруживался у представителей группы *Chlorogoniella* рода *Chlamydomonas* (Ettl, 1965, 1966, 1976; Zarsky et all., 1985; Громов и др., 1977), но он отмечен еще у 2 видов *Chlamydomonas*: *C. mutabilis* — штамм 34.72 SAG и *C. radiata* — штамм 47.72 SAG (Болдина, 1996; Константинова, Болдина, 2000), относящихся соответственно к группам *Pseudagloë* и *Agloë*.

Пиреноиды II типа встречаются и у других родов зеленых водорослей. Они обнаружены у *Chlorococcum pinguideum*, у нескольких видов *Monostroma, Ulothrix, Trebouxia* (corticola-тип), а также у представителя рода *Rhizoclonium* (Hori, 1973; Lokhorst, Star, 1980; Friedl, 1989a; Miyaji, 1999; Константинова, Болдина, 2000). При этом пиреноиды *Rhizoclonium* так же разнообразны по числу и характеру расположения тилакоидов, как и у штамма 46.72 SAG. Следует отметить, что для 4 видов *Trebouxia* и для изученного вида *Rhizoclonium* с данным типом пиреноида характерны множественные пиреноиды (Friedl, 1989b; Miyaji, 1999).

Примечательно, что все 3 вида *Chlamydomonas* со II типом пиреноида (*C. mutabilis*, *C. radiata* и *C. carrizoensis*), несмотря на принадлежность к разным группам рода согласно классификации H. Ettl (1983), на основании сходства последовательности оснований малой субъединицы рРНК попадают в одну группу и в соответствии с этим перенесены в род *Chloromonas* в его новой трактовке (Pröschold et al., 2001). Однако эти виды на различных кладограммах (Pröschold et al., 2001; Pocock et al., 2004; Gerloff-Ellias et al., 2005) располагаются обособленно от видов, традиционно относимых к роду *Chloromonas*. По нашему мнению, сходство рРНК не является основанием для отказа от родовой принадлежности, основанной на наличии или отсутствии пиреноидов. В настоящее время признак наличия или отсутствия пиреноида в клетках водорослей считается важным для определения рода.

Учитывая вышесказанное, изученную водоросль следует оставить в пределах рода *Chlamydomonas*, а по наличию у нее нескольких пиреноидов сохранить за ней название *Chlamydomonas carrizoensis*.

Что касается вида *C. chlorococcoides*, то сведение этого названия в синоним *C. carrizoensis* представляется оправданным, однако требуется изучение тонкой структуры других штаммов этого вида, имеющихся в коллекции Геттингенского университета.

## Благодарности

Статья посвящается светлой памяти моего учителя Татьяны Владимировны Седовой, проводившей начальную правку текста этой статьи и давшей ряд ценных наставлений, пригодившихся при дальнейшей работе.

Я выражаю благодарность сотрудникам лабораторий альгологии и анатомии и морфологии — К. Л. Виноградовой, Р. Н. Беляковой, В. М. Андреевой, О. В. Яковлевой, А. Е. Васильеву за помощь и консультации при работе над текстом, а также Т. А. Михайловой — за моральную поддержку и замечания.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Болдина О. Н.* Основные типы ультраструктурной организации пиреноидов у *Chlamydomonas* (*Chlorophyta*, *Chlamydomonadales*) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 12. С. 49—58.

*Болдина О. Н.* Ультраструктура *Chlamydomonas pseudopertusa* (*Chlamydomonadaceae*, *Chlorophyta*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 56—60.

*Громов Б. В., Мамкаева К. А., Титова Н. Н., Войнова Г. Н. Chlamydomonas proteus* Pring. из кислых источников полуострова Камчатка // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 7. С. 1049—1053.

*Константинова И. А.* Ультраструктура некоторых видов рода *Chlorococcum* Meneg. // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 11. С. 1451—1456.

*Константинова И. А., Болдина О. Н.* Сравнительный анализ ультраструктуры пиреноидов зеленых монадных и коккоидных водорослей // Физиол. раст. 2000. Т. 47. № 5. С. 655—659.

*Седова Т. В.* Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. XII. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Euchlamydomonas* (*Chlamydomonadales*, *Chlorophyta*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 36—46.

*Chantanahart S., Bold K. C.* Some algae from arid soils // Phycol. Studies 1962. II. P. 52.

*Deason T. R., Bold H. C.* Exploratory studies of Texas soil algae // Phycol. Stud. 1960. I. P. 1—72.

*Ettl H.* Untersuchungen an Flagellaten // Österr. Bot. Z. 1965. Bd 112. H 5. S. 701—745.

*Ettl H.* Vergleichende Untersuchungen der Feinstruktur einiger *Chlamydomonas*-Arten // Österr. Bot. Z. 1966. Bd 113. H 5. S. 477—510.

*Ettl H.* Die Gattung *Chlamydomonas* Ehrenberg (*Chlamydomonas* und die naechstverwandten Gattungen, II) // Beih. Nova Hedwigia. 1976. Bd 49. 1122 S.

*Ettl H.* Süsswasserflora von Mitteleuropa. *Chlorophyta*. 1. Phytomonadina. Jena, 1983. 807 S.

*Ettl H., Schwarz K. Chlamydomonas chlorococccoides* nov. sp., eine neue Art mit gelapptem Chloroplast (Volvocales, Chlorophyta) // Pl. Syst. Evol. 1981. H138. S.115—120. — цит. по: Ettl, 1983, P.383.

*Friedl T.* Comparative ultrastructure of pyrenoids in *Trebouxia* (*Microthamniales*, *Chlorophyta*) // Pl. Syst. Evol. 1989a. Vol. 164. P. 145—159.

*Friedl T.* Systematik und Biologie von Trebouxia (Microthamniales, Chlorophyta) als Phycobiont der Parmeliaceae (lichenisierte Ascomyceten) // Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Fakultät Biologie, Chemie und Geowissenschaften der Universität Bayreuth. 1989b. 218 S.

*Gerloff-Ellias A., Spijkerman E., Pröschold T.* Effect of external pH on growth, photosynthesis and photosyntethetic electron transport of *Chlamydomonas acidophila* Negoro, isolated from an extremely acidic lake (pH 2.6) // Plant, cell and enviroment. 2005. Vol. 28. P. 1218—1229.

*Hori T.* Comparative studies of pyrenoid ultrastructure in algae of *Monostroma complex* // J. Phycol. 1973. Vol. 9. N 2. P. 190—199.

*Leonardi P. I., Rodrigues M. C., Caceres E.* Fine structure of biflagellate zoospores of *Asterococcus superbus* (*Tetrasporales*, *Chlorophyceae*), including the absolute configuration of the flagellar apparatus // J. Phycol. 2000. Vol. 36. N 4. P. 714—722.

*Lokhorst G. M., Star W.* Pyrenoid ultrastructure in *Ulothrix* (*Chlorophyceae*) // Acta Bot. Neerl. 1980. Vol. 29. P 267—276.

*Miyaji K.* A new type of pyrenoids in the genus *Rhizoclonium* (*Cladophorales*, *Chlorophyta*) // Phycologia. 1999. Vol. 38. N 4. P. 267—276.

*Pocock T., Lachance M.-A., Pröschold T.* et al. Identification of a phychrophilic green algae from lake Bonney Antarctica: *Chlamydomonas raudensis* Ettl. (UWO 241) *Chlorophyceae* // J. Phycol. 2004. Vol. 40. N 6. P. 1138—1148.

*Pröschold T., Marin B., Schlösser U. G., Melkonian M.* Molecular phylogeny and taxonomic revision of *Chlamydomonas* (*Chlorophyta*). I. Emendation of *Chlamydomonas* Ehrenberg and *Chloromonas* Gobi and description of *Oogamochlamys* gen. nov. and *Lobochlamys* gen. nov. // Protist. 2001. Vol. 152. P. 265—300.

*Roberts K., Gurney-Smith M., Hills G. J.* Structure, composition and morphogenesis of the cell wall of *Chlamydomonas reinhardtii* // J. Ultrastr. Res. 1972. Vol. 40. N 5—6. P. 599—613.

*Sager R., Palade G. E.* Structure and development of the chloroplast in *Chlamydomonas*. I. The normal green cell // J. Biophys. Biochem. Cytol. 1957. Vol. 3. P. 463—488.

*Schlösser U. G.* Sammlung von Algenkulturen Göttingen // Ber. Deutch. Bot. Ges. 1982. Bd 95. S. 181—276.

*Schlösser U. G.* SAG — Sammlung von Algenkulturen at the University of Göttingen. Catalogue of strains 1994 // Bot. Acta. 1994. Bd 107. S. 424—429.

*Soto C., Hutchison T. C., Hellebust J. S., Sheath R. G.* The effect of crude oil on the morphology of the green flagellate *Chlamydomonas angulosa* // Canad. J. Bot. 1979. Vol. 57. N 24. P. 2717—2728.

*Starr R. C.* The culture collection of algae at Indiana university //Amer. J. Bot. 1964. Vol. 51. N 9. P.1013—1044.

*Starr R. C., Zeikus J. A.* UTEX — The culture collection of algae at the university of Texas at Austin // J. Phycol. 1993. Vol. 29. Suppl. 2. P. 1—106.

*Sugiyama J., Yokota A., Unami E.* et al. IAM Catalogue of Strains. Tokyo, 1998. 493 p.

*Zarsky V., KalinaT., Sulek J.* Notes on the sexual reproduction of *Chlamydomonas geitleri* Ettl // Arch. Protistenk. 1985. Bd 130. H 4. S. 343—353.

http://www.utex.org. The culture collection of algae at the University of Texas. Algae detail UTEX Number 968. Notes.

## SUMMARY

The cell structure of an unicellular green algae *Chlamydomonas carrizoensis* Deason et Bold (strain 46.72 SAG) described as a member of *Pleiochloris*-group has been studied by light and transmission electron microscopy. Usually the cells of *C. carrizoensis* are cylindrical, ellipsoid-cylindrical or ellipsoid-egg-shaped, slightly asymmetrical, 14—21 μm long, 5—12 μm wide. The 2 contractile vacuoles are located at the edge of 2 flagella. Flagella are equal, slightly shorter than cell length. The cell wall consists of 2 layers and bears a prominent keel papilla. Under highly invaginated plasmalemma a great number of homogenous electron dense globules has been observed. The nucleus is of the complex chromocenter type. Disctyosomes, vacuoles of 3 types and small profiles of mitochondria are located perinuclearly. The chloroplast is cup-shaped, highly lobed, massive, with some perforations. It is formed by short stacks of 3 to 8 (15) thylakoids, stroma, containing some plastoglobules, starch grains and ribosomes. The real chloroplast perforations have not been observed at the ultrastructural level. The stigma is formed by 3 rows of pigmental globules. The number of pyrenoids varies from 1 to 3 or extremely rarely more. The pyrenoids are located in thylakoid lobes in such a way the cells of *C. carrizoensis* can be assigned to any of 3 groups of *Chlamydomonas*: *Chlorogoniella*, *Agloë* and *Pleiochloris*. The *C. carrizoensis* pyrenoids have the same structural type as those in members of *Agloë* (*C. radiata*) and *Pseudagloë* (*C. mutabilis*) which demonstrate the nearest localization to *Chloromonas* in phylogenetic trees of different kinds (Pröschold et al., 2001; Pocock et al., 2004; Gerloff-Ellias et al., 2005). On the basis of morphological data the suggestion to retain the name *Chlamydomonas carrizoensis* for the strain 46.72 SAG was proposed.

УДК 581.3 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 6

© И. И. Шамров,[1] Л. Ф. Яндовка[2]

# РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ГИНЕЦЕЯ И СЕМЯЗАЧАТКА У *CERASUS VULGARIS* (*ROSACEAE*)

# I. I. SHAMROV, L. F. YANDOVKA. DEVELOPMENT AND STRUCTURE OF GYNOECIUM AND OVULE IN *CERASUS VULGARIS* (*ROSACEAE*)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: shamrov@is8305.spb.edu
[2] Тамбовский государственный университет им. Г. Р. Державина

Поступила 14.11.2007

Впервые изучен генезис гинецея и семязачатка у *Cerasus vulgaris*. Псевдомономерный гинецей представлен двумя плодолистиками, различающимися размерами, строением и репродуктивной способностью. Фертильным является большой плодолистик, в котором формируются 4 семязачатка, при этом 2 из них останавливаются в развитии на стадии примордия. В меньшем (стерильном) плодолистике семязачатки не образуются, несмотря на наличие рудиментарных плацент в апикальной части завязи. Исходя из особенностей строения плодолистиков (завязи обоих плодолистиков почти полностью срастаются), гинецей может быть определен как синкарпный. Семязачаток гемитропный, крассинуцеллятный, унитегмальный, мезохалазальный, с коротким фуникулусом, массивным рафе и гипостазой. Интегумент имеет дермально-субдермальное происхождение и развивается в ходе конгенитального срастания как единая структура на базе общих инициалей двух интегументов битегмального семязачатка. Впервые в нуцеллусе выявлен постамент и подиум. Археспорий потенциально многоклеточный; обычно развиваются один, реже 2 мегаспороцита, а в последующем — 2 зародышевых мешка. Тетрада мегаспор линейная, зародышевый мешок формируется по Polygonum-типу.

Ключевые слова: морфогенез, гинецей, семязачаток, *Rosaceae*, *Cerasus vulgaris*.

Сем. *Rosaceae* включает в себя от 110 до 115 родов и более 3500 видов, распространенных главным образом в умеренных и субтропических областях северного полушария. В семействе выделяют несколько подсемейств, различающихся между собой комплексом признаков, среди которых важное значение придается строению гинецея, плода, семени, а также основным хромосомным числам (Гладкова, 1981). К настоящему времени опубликовано значительное число работ по морфологии и эмбриологии как сем. *Rosaceae* в целом, так и его отдельных подсемейств и слагающих их более мелких таксонов. Одним из таких подсемейств, куда относится и род *Cerasus*, является *Prunoideae* (Тахтаджян, 1966, 1987; Камелин, 2006), или *Amygdaloideae* (Takhtajan, 1997), основное число хромосом которого равно 8 (Гладкова, 1981; Камелин, 2006). Для большинства видов подсемейства указывают на развитие одного плодолистика, однако у некоторых представителей описано 2 и даже 5 плодолистиков (Melchior, 1964; Гладкова, 1981; Takhtajan, 1997), плод в виде сочной или сухой однокостянки (Тахтаджян, 1966; Меликян, Бондарь, 1996), наличие в завязи двух висячих семязачатков, семена часто пахихалазальные (Corner, 1976). Тип семязачатка определяют по-разному: анатропный (Гладкова, 1981), анатропный или почти гемитропный (Melchior, 1964), гемитропный (Мандрик, Петрус, 1985) и даже кампилотропный (Тахтаджян, 1966; Takhtajan, 1997), битегмальный (Schnarf, 1931; Мандрик, Петрус, 1985; Меликян, Бондарь, 1996; Takhtajan, 1997), битегмальный, но чаще унитегмальный (Corner, 1976). Таким образом, существующие данные по ряду структур являются противоречивыми, что может быть обусловлено как разнообразием структур гинецея, плода, семязачатка и семени у разных представителей указанного выше подсемейства, так и отсутствием подробных данных по их генезису. Проведенный анализ выявил почти полное отсутствие данных по роду *Cerasus* — имеются лишь фрагментарные сведения по строению гинецея, семязачатка, мегаспорогенезу, формированию зародышевого мешка (Bradbury, 1929; Tukey, 1933; Eaton, 1959a, b), а также организации семенной кожуры в зрелом семени (Corner, 1976; Меликян, Бондарь, 1996). Для сравнения были привлечены также данные по видам рода *Prunus*, поскольку многие виды *Cerasus* включались ранее в этот род. Следует отметить, что фрагментарность данных по большинству структур гинецея и семязачатка обусловлена тем, что предшествующие авторы изучали представителей родов *Cerasus* и *Prunus* главным образом в период цветения и после опыления в связи с проблемой абортивности семян и плодов (Péchoutre, 1902; Ruehle, 1924; Bradbury, 1929; Tukey, 1933; Harrold, 1935; Sarfatti, 1958; Eaton, 1959a, b; Pimienta, Polito, 1982, 1983; Labrecque, Barabé, 1984; Labrecque et al., 1985). Все указанные выше причины послужили отправной точкой для проведения исследований по развитию и строению гинецея и семязачатка у одного из видов *Cerasus*—*C. vulgaris*.

## Материал и методика

Для исследования были взяты растения вишни обыкновенной *Cerasus vulgaris* Mill. (сорт Харитоновская селекция Всероссийского НИИ генетики и селекции плодовых растений им. И. В. Мичурина — г. Мичуринск, Тамбовская обл.). Материал собирали в течение 1996—2007 гг.

Бутоны, цветки, завязи и плоды фиксировали в смеси FAA (70%-й этиловый спирт, 40%-й формалин, ледяная уксусная кислота в пропорции 100 : 7 : 7). Обработка материалов проводилась по общепринятой методике (Паушева, 1974). Срезы толщиной 10—14 мкм окрашивали гематоксилином по Гейденгайну. Исследование проводили с помощью светооптического микроскопа Amplival.

## Результаты исследования и обсуждение

**Гинецей, завязь.** У *Cerasus vulgaris*, как и у многих розоцветных, в цветке формируется бокальчатая цветочная трубка — гипантий, нижняя часть которого образована разросшимся цветоложем, а верхняя — сросшимися основаниями лепестков, чашелистиков и тычиночных нитей (рис. 1). Гинецей состоит из двух плодолистиков (рис. 1; 2, *1*; табл. I, *1*, *2*), что подтверждается серией поперечных, а также продольных (сагиттальных и билатеральных) срезов (рис. 2, *2*—*6*). Плодолистики различаются размерами, строением и репродуктивной способностью. Большой (фертильный) плодолистик образован завязью, стилодием и рыльцем. Маленький (стерильный) плодолистик на ранних стадиях развития представлен только завязью, которая имеет в основании хорошо выраженный выступ, и стилодием; рыльце дифференцируется в нем к моменту оплодотворения. Фертильный плодолистик составляет $^2/_3$ ценокарпного гинецея и перед оплодотворением образует две из трех лопастей сложного рыльца. Завязь нижняя (рис. 1; 2, *1*; табл. I, *1*, *2*; II, *3*, *4*). Стилодии и рыльца плотно смыкаются, однако в области завязи происходит полное срастание краев плодолистиков. Срастаются и плаценты, за исключением верхней части, в которой видны редуцированные плаценты стерильного и разросшиеся плаценты фертильного плодолистиков (рис. 2, *5*; табл. I, *2*—*4*). Таким образом, общая завязь, начавшая развиваться как 2-гнездная, становится постепенно вторичной 1-гнездной. При этом на поперечных срезах завязи всегда можно идентифицировать стерильный плодолистик, так как стенка завязи в месте срастания

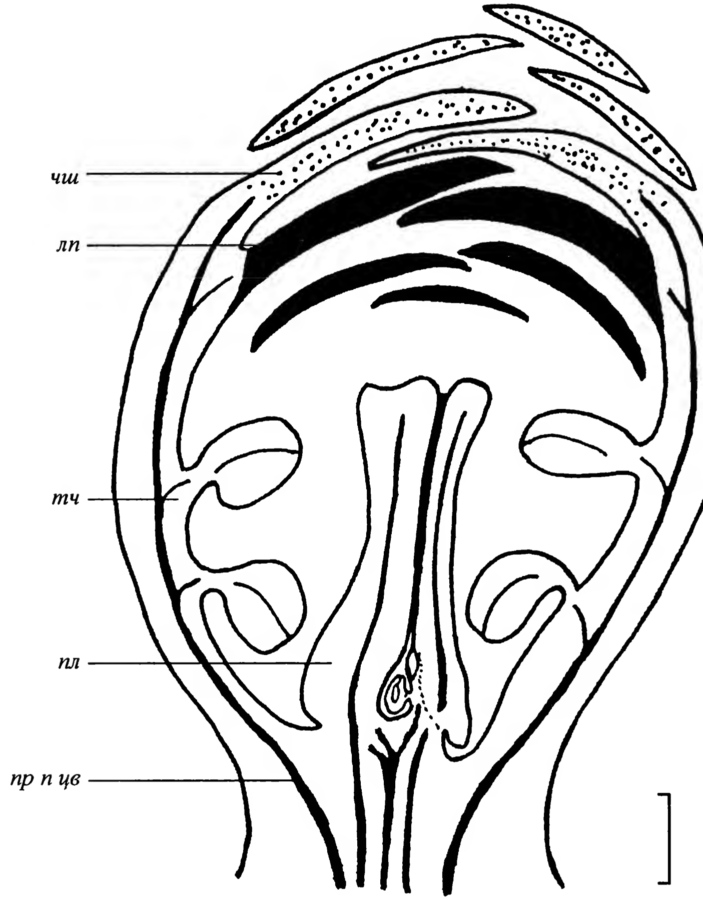


Рис. 1. Строение цветка у *Cerasus vulgaris*.

Гипантий и гинецей из двух неравных плодолистиков. *лп* — лепестки, *пл* — плодолистик, *пр п цв* — проводящий пучок цветка, *тч* — тычинка, *чш* — чашелистик. Масштабная линейка — 200 мкм.

обоих плодолистиков более массивная и имеет более крупные проводящие пучки (рис. 2, *2*—*4*). Для фертильного плодолистика характерны некоторые особенности в строении его краев. При полном срастании абаксиальных краев его адаксиальные края остаются раскрытыми, что приводит к формированию косо ориентированного канала, ведущего в полость завязи (рис. 2, *1*, *3*, *4*; табл. II, *1*, *2*). Подобный канал был описан для некоторых представителей семейств *Nyctaginaceae* и *Phytolaccaceae* (Тимонин, 2005).

**Плацентация.** Как уже было отмечено выше у *C. vulgaris* стерильный плодолистик практически лишен плацент, за исключением верхней части завязи, где сохраняются остатки плацент, при этом отсутствуют какие-либо признаки формирования семязачатков (рис. 2, *5*; табл. I, *2*, *3*). В фертильном плодолистике семязачатки формируются на двух краевых париетальных плацентах, т. е. располагаются вдоль «открытого» шва. На каждой плаценте возникают 2 семязачатка, различающиеся по строению и способности формировать в дальнейшем семя. В верхней части фертильного плодолистика наблюдается лишь разрастание плаценты, а семязачаток останавливается в развитии на стадии примордия. Сформированный семязачаток

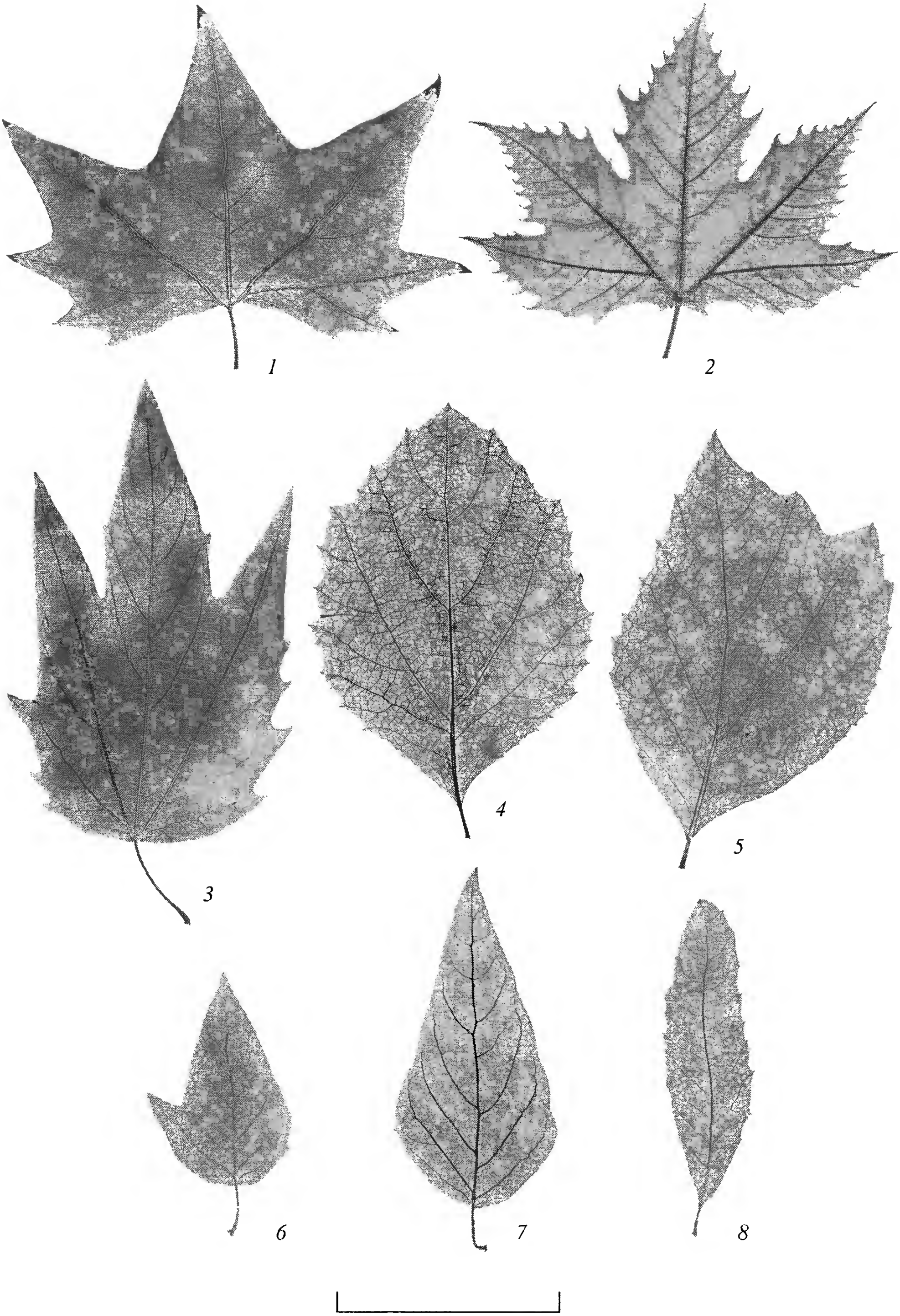


Таблица I. Морфологическая вариабельность листьев *Platanus acerifolia*.

*1—3* — лопастные формы; *4*, *7*, *8* — цельные формы; *5*, *6* — формы с одной лопастью. Масштабная линейка — 5 см.

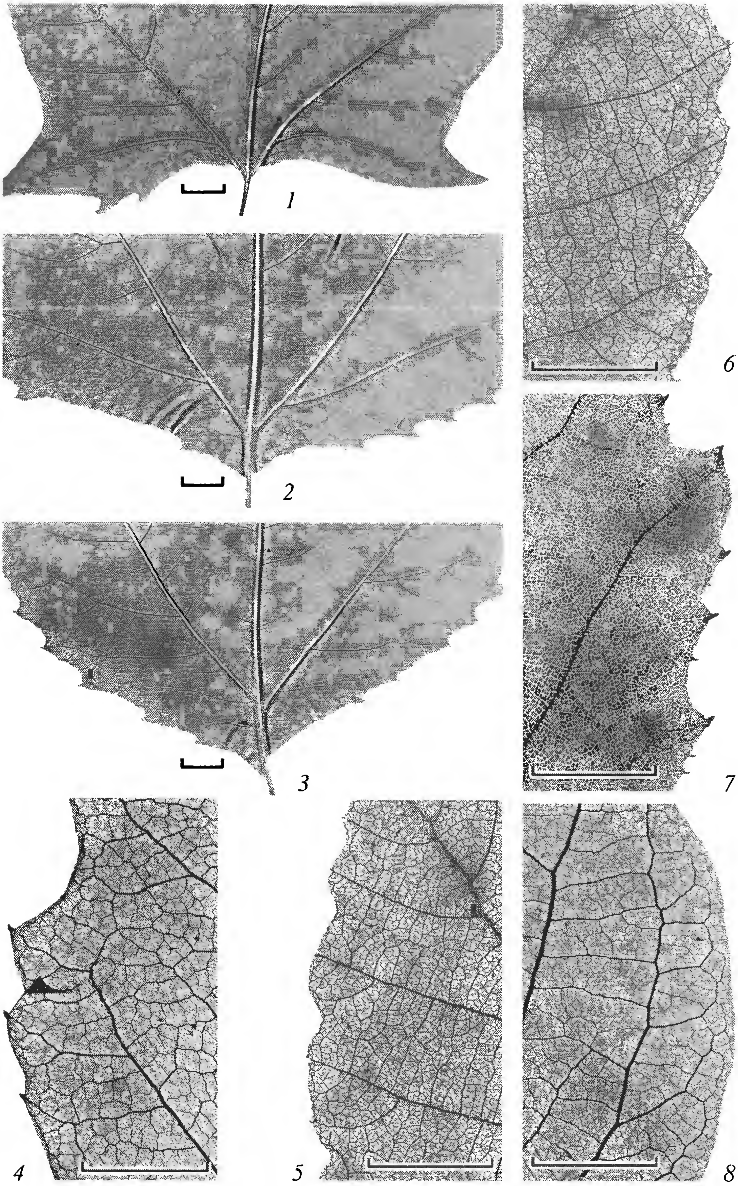


Таблица II. Жилкование, форма основания и край листовой пластинки *Platanus acerifolia.*

*1* — базальный тип жилкования, основание с оголенными жилками; *2* — супрабазальный тип жилкования, клиновидное основание; *3* — асимметричное основание; *4* — вогнуто-выпуклые зубцы; *5* — низкие округлые зубцы; *6* — округлые зубцы с окончаниями вторичных жилок; *7* — вогнуто-вогнутые зубцы, а также зубцы в виде окончания вторичных жилок; *8* — цельный край листовой пластинки.

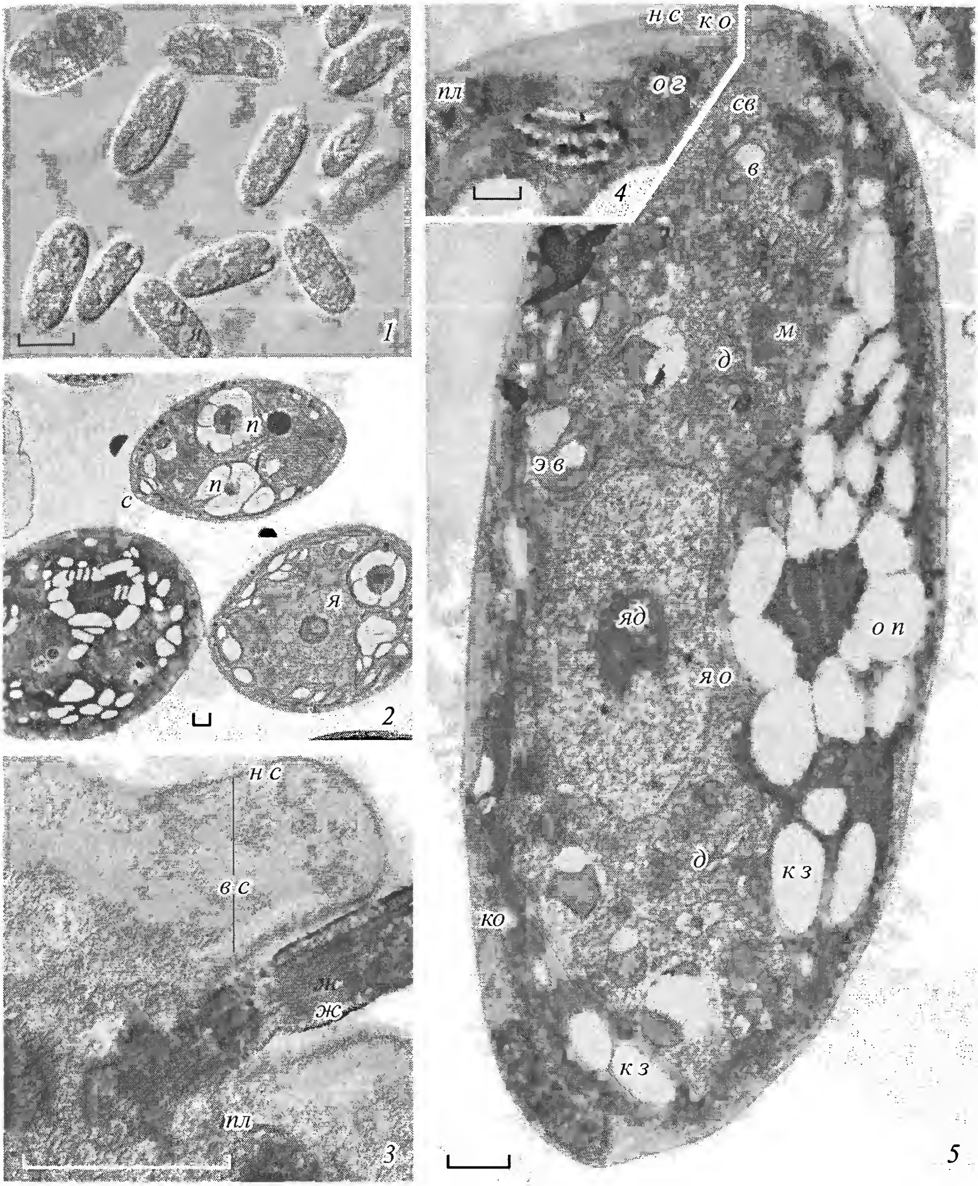


Таблица. Строение клеток *Chlamydomonas carrizoensis*.

*1* — живые вегетативные клетки (световая микроскопия); *2—11* — ультраструктура клеток (трансмиссионная электронная микроскопия): *2* — общий вид клеток в электронном микроскопе; *3* — фрагмент апикальной части клетки в районе папиллы; *4* — фрагмент периферической части клетки со стигмой; *5* — вегетативная клетка; *6* — зооспоры в материнской оболочке; *7* — периферический участок с электронно-плотными включениями; *8* — клетка с 2 пиреноидами; *9* — фрагмент клетки с утолщенной оболочкой; *10* — пиреноид; *11* — фрагмент крупной клетки. *в* — вакуоль, *в с* — внутренний слой клеточной оболочки, *д* — тельце Гольджи, *ж* — аксонема жгутика, *к з* — крахмальное зерно, *к о* — клеточная оболочка, *м* — митохондрия, *н с* — наружный слой клеточной оболочки, *о г* — осмиофильная глобула, *о п* — крахмальная обкладка пиреноида, *п* — пиреноид, *п л* — плазмалемма, *с* — стигма, *с в* — сократительная вакуоль, *с п* — строма пиреноида, *т* — тилакоиды хлоропласта, *т п* — тилакоиды пиреноида, *хр* — хроматин, *э в* — электронно-плотные включения, *я* — ядро, *яд* — ядрышко, *я о* — ядерная оболочка. Масштабные линейки, мкм: *1* — 10; *2*, *6*, *8*, *9* — 1; *3—5*, *7*, *10*, *11* — 0.5.

*К с. 896*

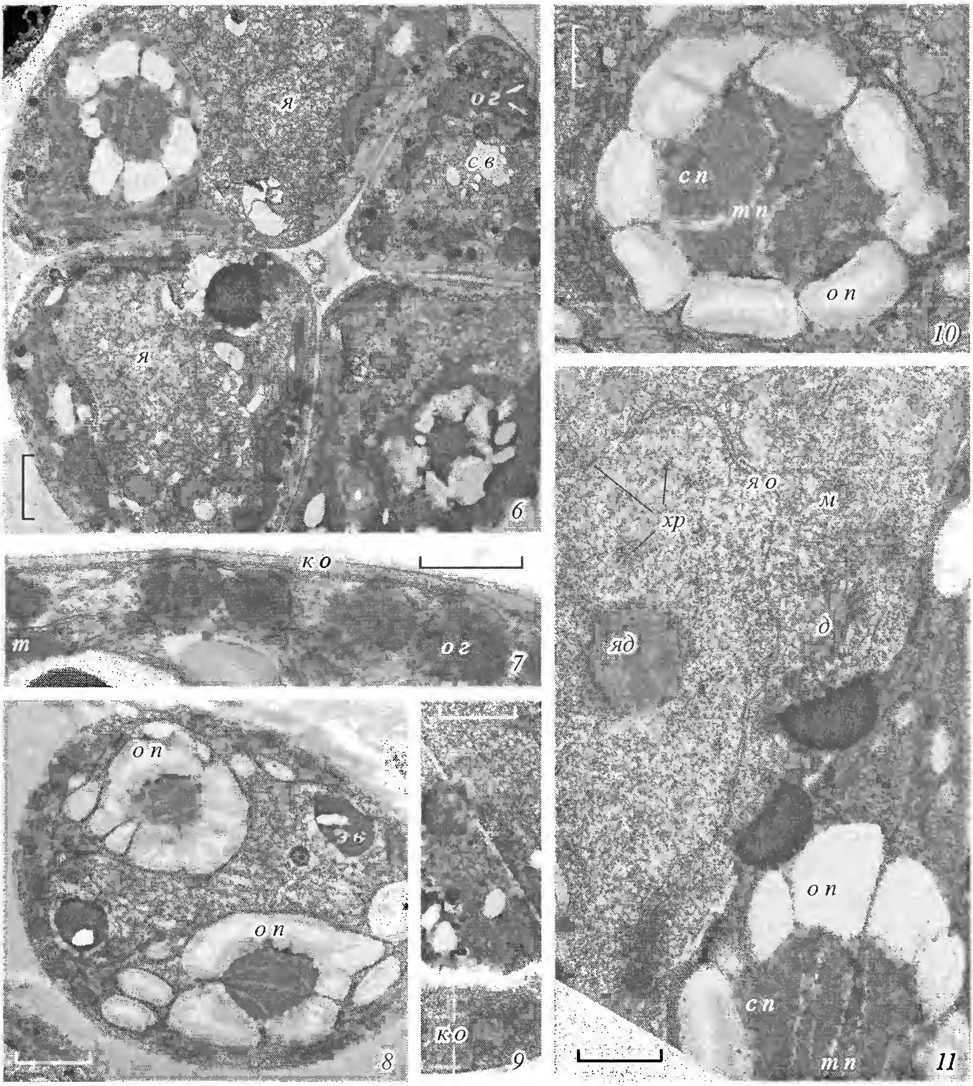


Таблица (*продолжение*).

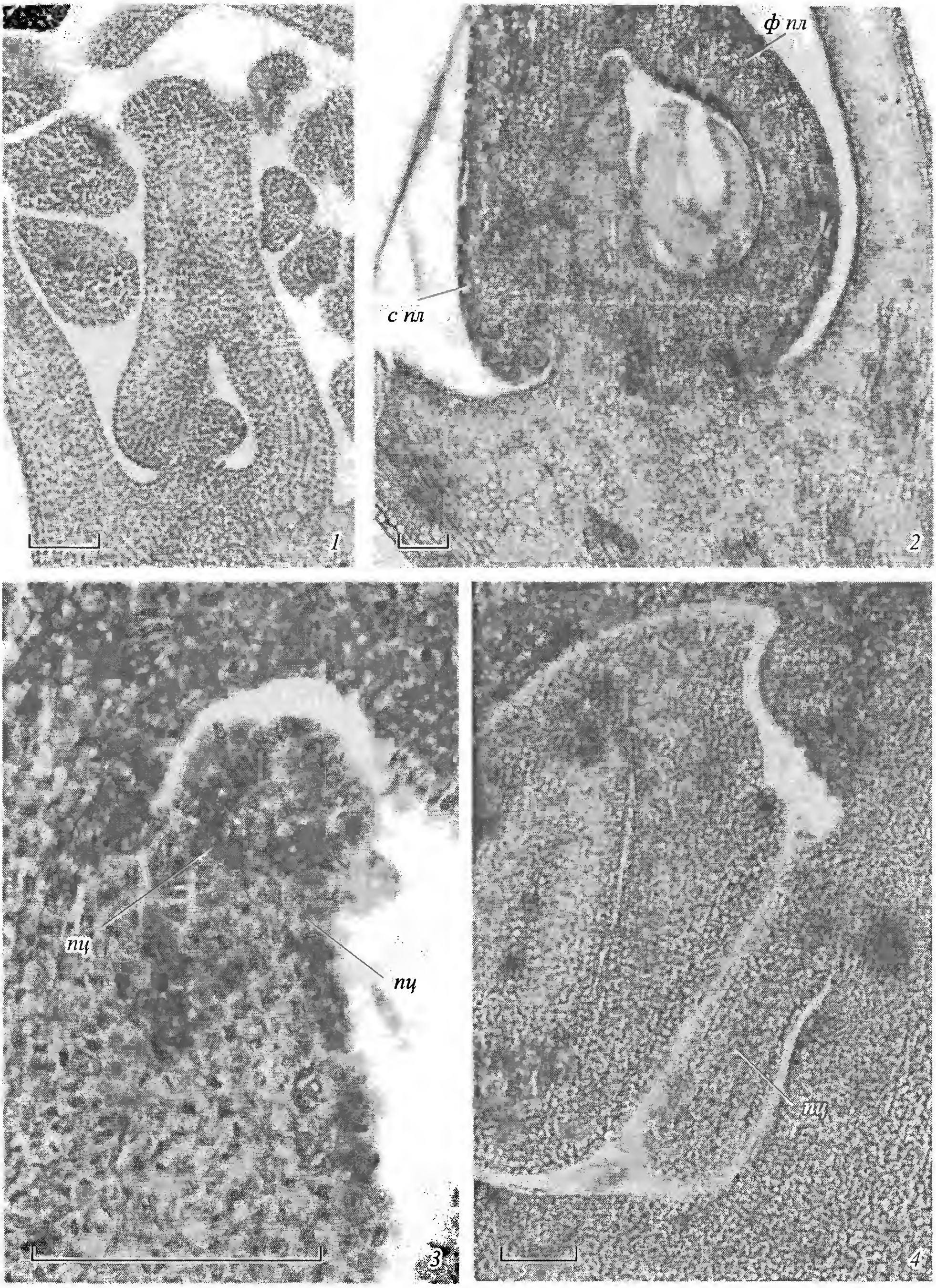


Таблица I. Гинецей и плацентация у *Cerasus vulgaris*.

*1* — гинецей из двух неравных плодолистиков; *2*—*4* — завязи плодолистиков, видны выступа в основании стерильного плодолистика (*2*), самостоятельные плаценты в верхней части завязи каждого плодолистика (*3*) и область прикрепления семязачатка к плаценте (*4*). *пц* — плацента, *с пл* — стерильный плодолистик, *ф пл* — фертильный плодолистик. Масштабная линейка — 10 мкм.

*К с. 903*

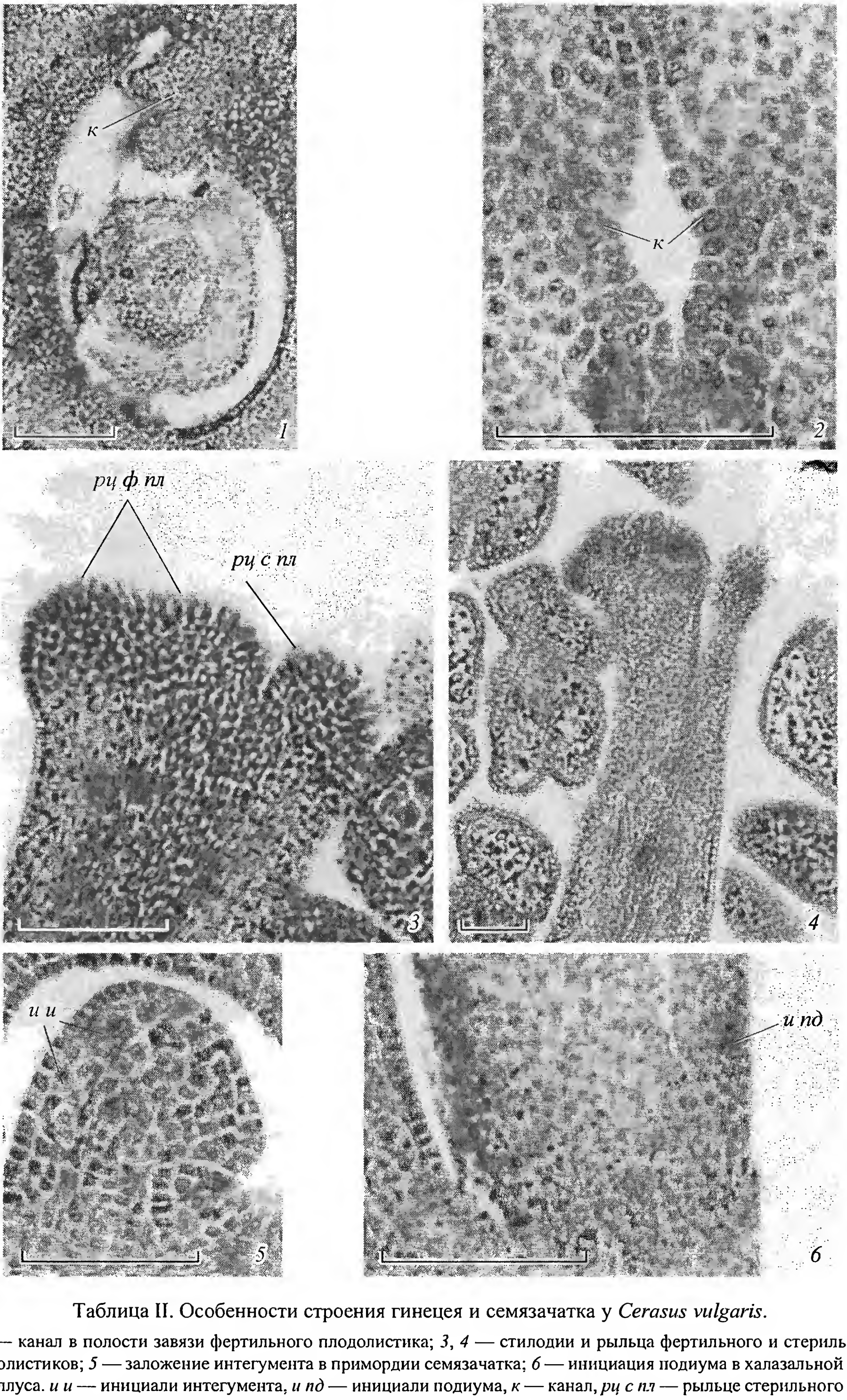


Таблица II. Особенности строения гинецея и семязачатка у *Cerasus vulgaris*.

*1*, *2* — канал в полости завязи фертильного плодолистика; *3*, *4* — стилодии и рыльца фертильного и стерильного плодолистиков; *5* — заложение интегумента в примордии семязачатка; *6* — инициация подиума в халазальной зоне нуцеллуса. *и и* — инициали интегумента, *и пд* — инициали подиума, *к* — канал, *рц с пл* — рыльце стерильного плодолистика, *рц ф пл* — рыльце фертильного плодолистика. Масштабная линейка — 10 мкм.

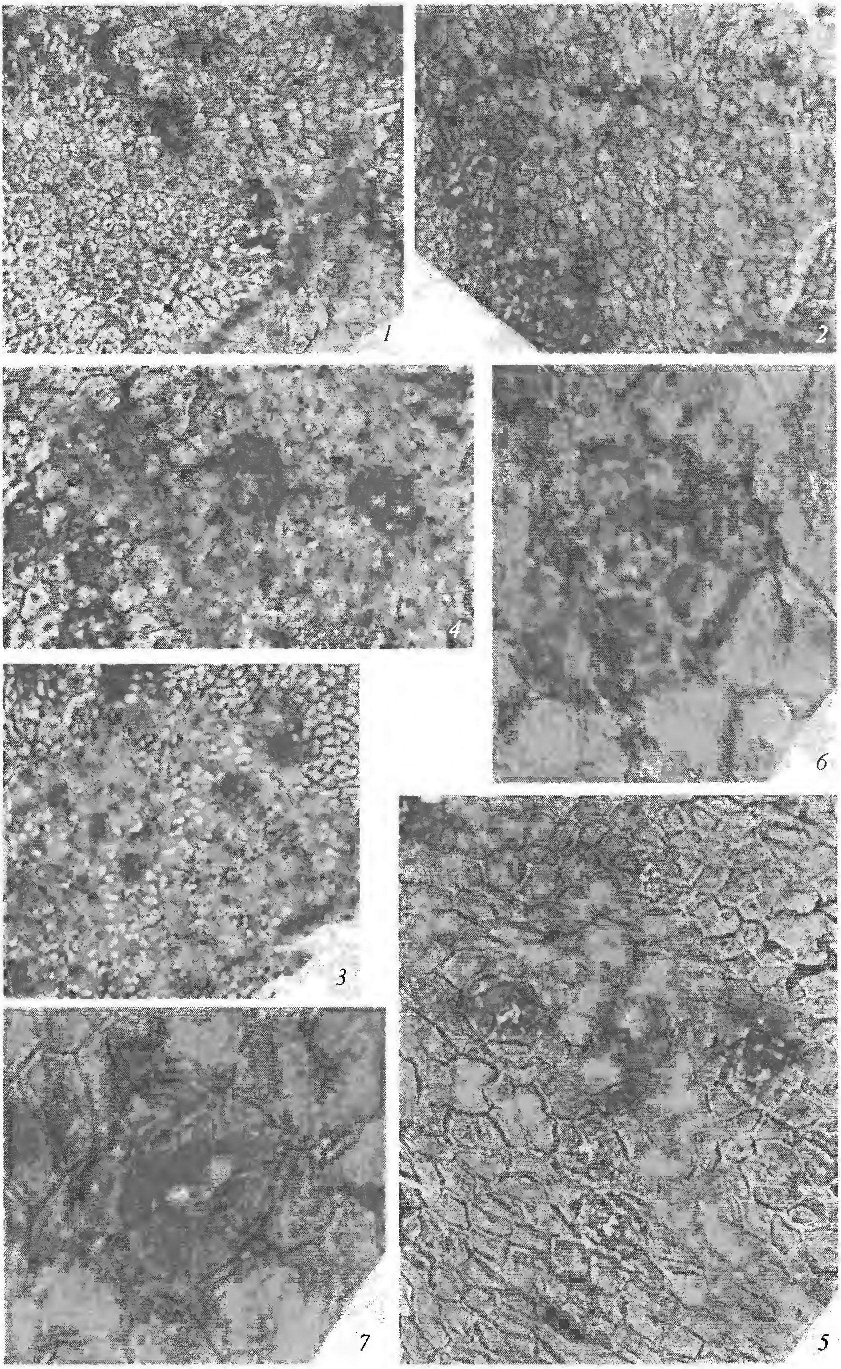


Таблица. *Lepidopteris ottonis* (Goepp.) Schimp.; синхротипоид, экз., HEL-024.

*1* — развернутая кутикулярная пленка перышка, (×75); *2*, *3* — эпидерма нижней (*2*) и верхней (*3*) поверхностей перышка (×75); *4*, *5* — основные клетки и устьица верхней (*4*) и нижней (*5*) эпидерм (×210); *6*, *7* — устьица верхней (*6*) и нижней (*7*) эпидерм (×360).

*К ст. Н. А. Жинкиной и И. А. Озерова, с. 953*

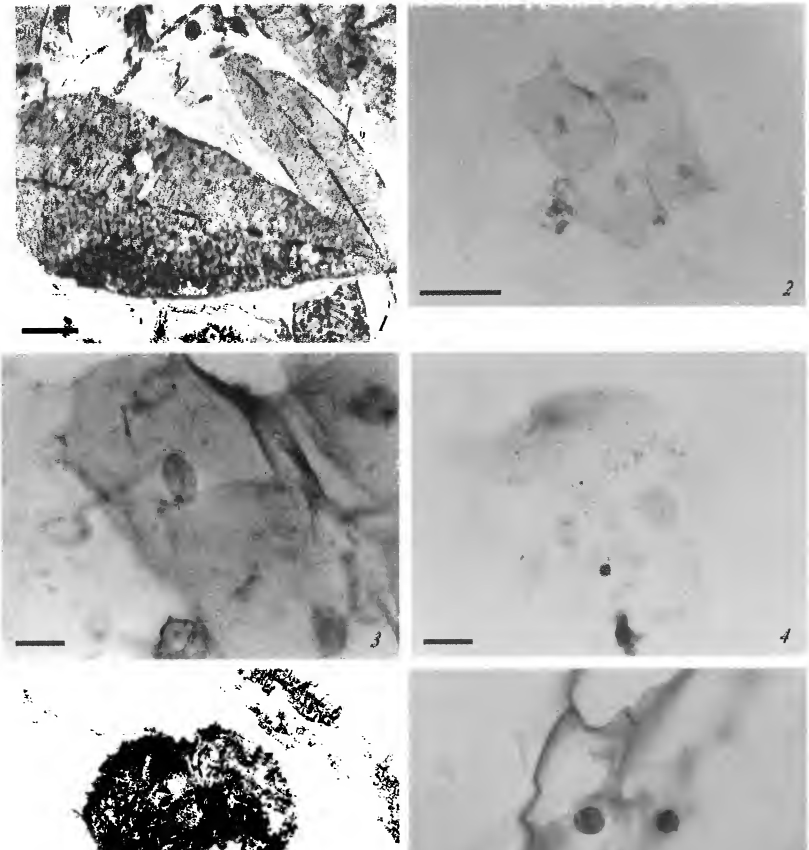


Таблица. Ткани ископаемых растений, окрашенные по Фёльгену.

*1* — лист *Paramyrtaciphyllum agapovii*; *2—4* — основные эпидермальные клетки листа *P. agapovii*, включающие ядра с диффузным фёльген-позитивным материалом с несколькими хромоцентрами; *5* — плод *Paramyrtacicarpus plurilocularis*; *6—8* — клетки мезокарпа плода *P. plurilocularis* с фёльген-позитивными ядерными структурами и окрашенные алциановым синим клеточные стенки с прилегающим к ним внутриклеточным материалом; *7*, *8* — клетки мезокарпа плода с фёльген-позитивным округлым тельцем в пределах ядрышкового дворика. Масштабные линейки: *1* — 2 см; *5* — 2 мм; *2*, *6* — 50 мкм; *3*, *4*, *7*, *8* — 10 мкм.

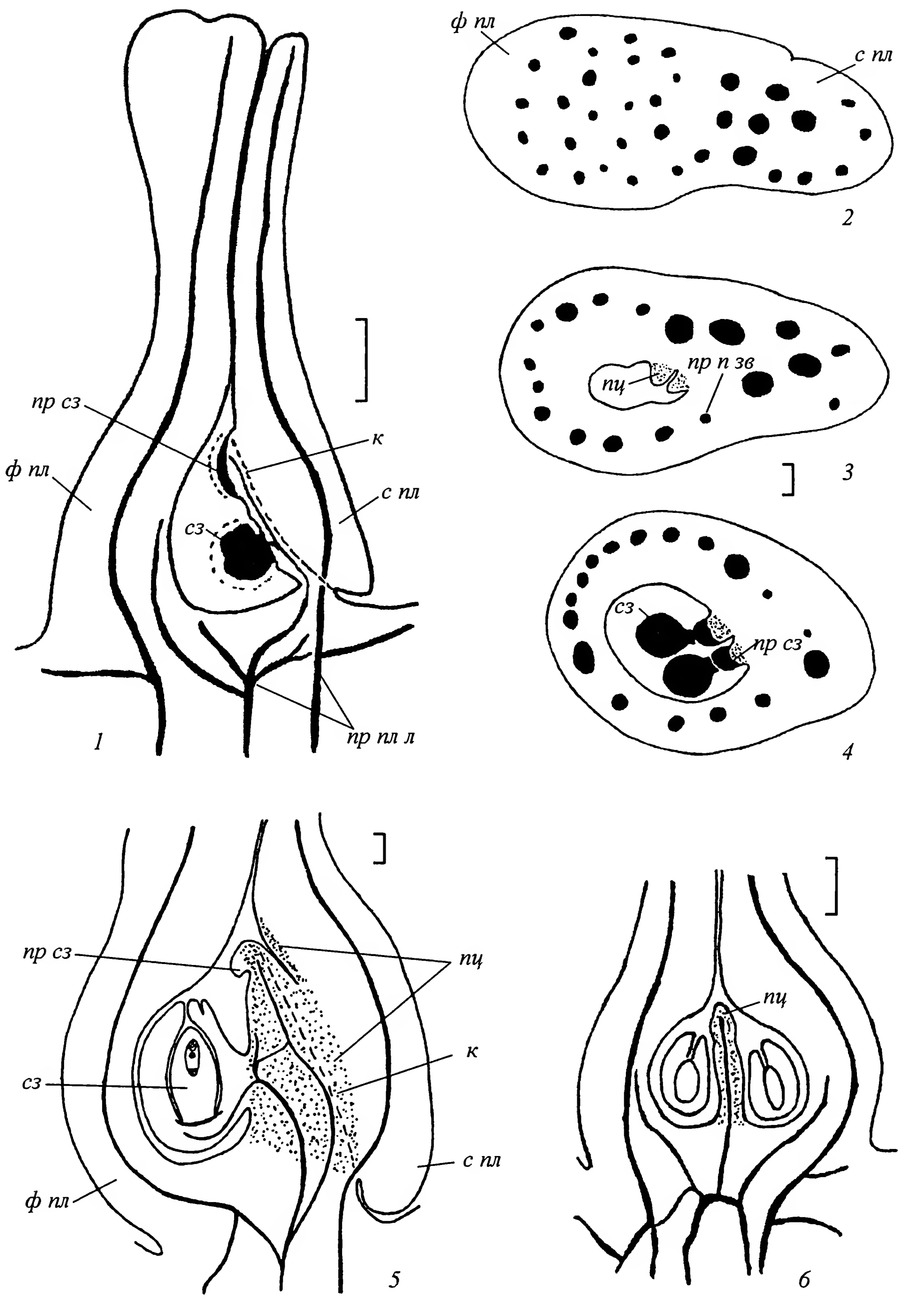


Рис. 2. Строение псевдомономерного гинецея у *Cerasus vulgaris*.

*1* — расположение на плацентах фертильного плодолистика примордия семязачатка (в апикальной части) и формирующегося семязачатка (в основании), а также ориентация канала в полости завязи; *2—4* — поперечные срезы завязи в базальной части, видны границы фертильного и стерильного плодолистиков (*2*), на уровне основания (*3*) и верхушки (*4*) плацент; *5* — сагиттальный срез в месте контакта фертильного и стерильного плодолистиков, в верхней части завязи которых выделяются самостоятельные плаценты; *6* — билатеральный срез фертильного плодолистика, места прикрепления семязачатков не видны. *к* — канал, *пр п зв* — проводящий пучок завязи, *пр п пл* — проводящий пучок плодолистика, *пр сз* — примордий семязачатка, *пц* — плацента, *сз* — семязачаток, *с пл* — стерильный плодолистик, *ф пл* — фертильный плодолистик. Масштабная линейка — 50 мкм.

на плаценте возникает лишь в основании завязи (рис. 2, *1*). Таким образом, в завязи окончательно развиваются только 2 семязачатка. Следует подчеркнуть, что в литературе плаценты в апикальной части завязи принимается рядом авторов за обтуратор у *Cerasus juliana* (Péchoutre, 1902), *C. vulgaris* (*Prunus cerasus* — Bradbury, 1929), *C. avium* (*Prunus avium* — Rühle, 1924; Tukey, 1933), *Prunus dulcis* (Pimienta, Polito, 1983).

Завершая анализ полученных данных по строению и развитию гинецея у *C. vulgaris*, следует подчеркнуть, что с позиции теории кондупликатного плодолистика и исходя из представлений А. Л. Тахтаджяна (1942, 1964, 1980), гинецей следует определить как синкарпный в большей части завязи и как паракарпный на уровне верхней границы плацент и в месте смыкания стилодиев и рылец. Завязь гинецея из двух неравных плодолистиков, лишь один из которых является фертильным, становится из 2-гнездной вторично 1-гнездной. Подобный тип гинецея в литературе определяют как псевдомономерный (Eckard, 1937), или псевдоапокарпный (Тимонин, 2005). Однако гинецей у *C. vulgaris* предпочтительнее описать с позиции концепции пельтатного плодолистика (2-й вариант, согласно Волгину и Тихомирову, 1980). В нем можно различить следующие зоны: длинную проксимальную синасцидиатную, состоящую из соединенных асцидиатных зон двух плодолистиков (не обнаруживается ни плацент, ни адаксиальных краев и ни полости завязи стерильного плодолистика), короткую симпликатную (видны индивидуальные плаценты каждого плодолистика) и асимпликатную (стилодии и рыльца).

Таким образом, гинецей у *C. vulgaris* представлен не одним плодолистиком, как это указывается в литературе для большинства представителей подсем. *Amygdaloideae* (Melchior, 1964; Гладкова, 1981; Takhtajan, 1997), в том числе для видов *Cerasus* и *Prunus* (Péchoutre, 1902; Bradbury, 1929; Tukey, 1933; Harrold, 1935; Камелин, 2006), а двумя плодолистиками. В некоторых случаях наблюдалось развитие 2 равных плодолистиков, при этом завязь была почти 2-гнездной и в каждом гнезде имелись 2 формирующихся семязачатка. Об этом, по-видимому, свидетельствуют данные, полученные по строению так называемых двойных семязачатков у *C. avium* (Eaton, 1959b). В этом случае в завязи развивалось не 2, а 4 семязачатка, каждые два из которых попарно срастались. В статье отсутствует морфологическое объяснение, как могли возникнуть двойные семязачатки, но исходя из приведенных в статье иллюстраций, у *C. avium* наблюдается образование 2-гнездной завязи до верхней границы плацент (по данным автора, подобные семязачатки отмечены в 5—12 % случаев). При срастании абаксиальных краев и плацент плодолистиков возникает перегородка, а семязачатки контактирующих плодолистиков оказываются попарно сросшимися боковыми (рафальными) частями. При этом в каждом семязачатке видны самостоятельные нуцеллус, интегументы и микропиле. Подобные факты для этого вида отмечены и в других работах (Troll, 1957; Березенко, Радіоненко, 1965). Картины схожего расположения семязачатков на нижней части плацент фертильного плодолистика можно наблюдать у изученного нами вида *C. vulgaris*. Однако при этом общие ткани, связывающие семязачатки попарно, возникают за счет объединения адаксиальных краев плодолистика, а семязачатки располагаются не в билатеральной, а сагиттальной плоскости (ср. рис. 2, *1* и рис. 2, *6*). Вариант строения гинецея из двух плодолистиков описан в подсемействе у *Maddenia*. Кроме того, у *Oemleria* даже при наличии пяти плодолистиков отмечено образование не более двух плодов (Гладкова, 1981). Полученные результаты свидетельствуют, по нашему мнению, о естественности данного подсемейства, что подтверждается данными по строению и развитию гинецея.

**Семязачаток.** В месте инициации семязачатка в субэпидерме плаценты дифференцируется несколько крупных клеток, центральные из которых (как правило, их 3), как и нижележащие клетки, делятся периклинально (рис. 3, *1*). Деления латеральных субэпидермальных клеток сначала антиклинальные, а затем периклинальные с формированием двух слоев. Наружные производные, возникающие при периклинальных делениях центральных субэпидермальных клеток плаценты, образуют археспорий, а внутренние производные вместе с клетками третьего и нижележащих слоев плаценты формируют продольные клеточные ряды (рис. 3, *1*—*3*). Таким образом, исходя из гипотезы цито-гистологической зональности, в сформированном **примордии семязачатка** *C. vulgaris* выделяются следующие зоны: периферическая (эпидермальный слой), апикальная (дифференцирующиеся археспориальные клетки в субэпидермальном слое), латеральная (два субэпидермальных слоя ниже уровня археспориальных клеток) и базальная (3—5 продольных рядов клеток под субэпидермой). Каждая его зона дает начало определенной области семязачатка: из периферической зоны образуются эпидермис нуцеллуса, халазы, фуникулуса, частично интегумент; апикальной зоны — мегаспороциты и париетальная ткань; латеральной зоны — частично интегумент, латеральная область нуцел-

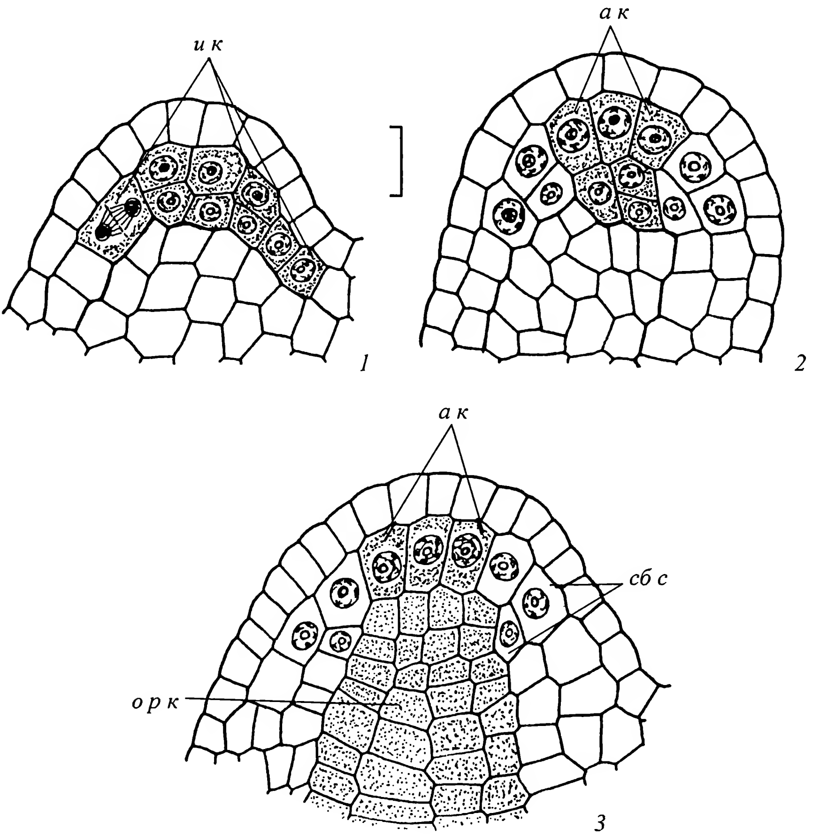


Рис. 3. Формирование примордия семязачатка у *Cerasus vulgaris*.

*1* — периклинальные деления центральных и антиклинальные деления латеральных инициальных клеток в субэпидерме плаценты; *2*, *3* — выделение археспориальных клеток, двух субэпидермальных слоев и 3—5 осевых клеточных рядов в примордии семязачатка. *а к* — археспориальная клетка, *и к* — инициальная клетка, *о р к* — осевой ряд клеток, *сб с* — субэпидермальный слой. Масштабная линейка — 30 мкм.

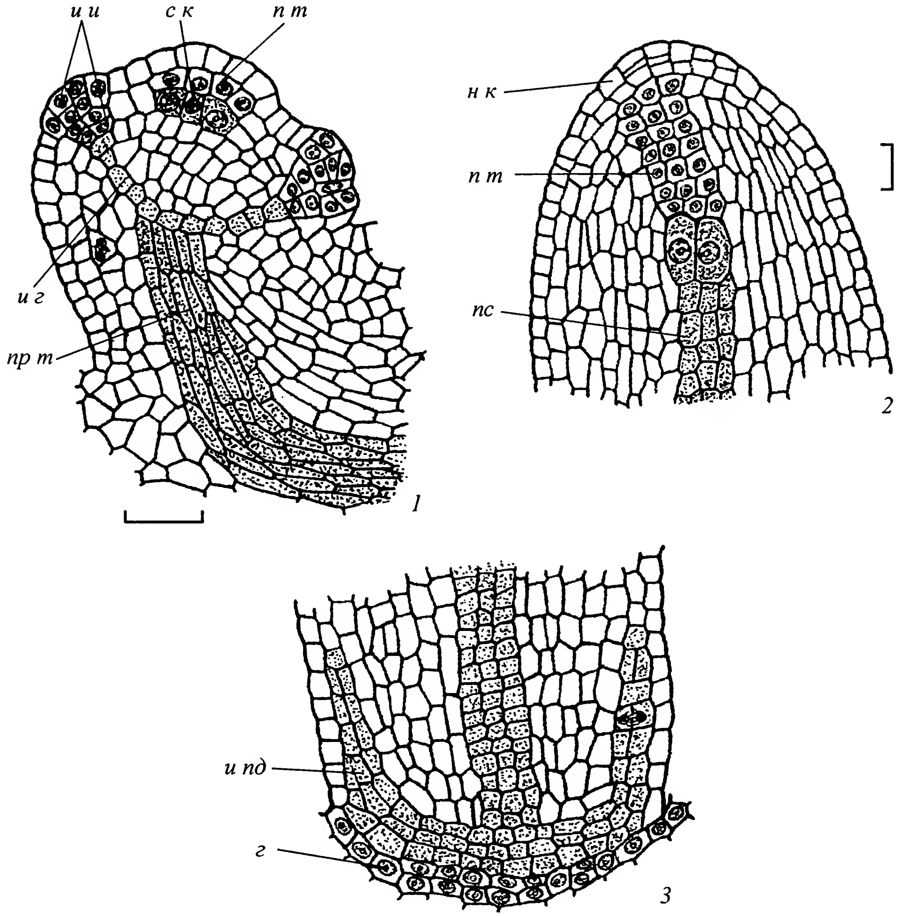


Рис. 4. Инициация структур в семязачатке *Cerasus vulgaris*.

*1* — формирование спорогенной и париетальной тканей, инициация интегумента (из эпидермальных и субэпидермальных клеток), гипостазы и прокамбиальных тяжей в халазе и фуникулусе; *2*, *3* — инициация нуцеллярного колпачка, постамента и подиума в нуцеллусе на стадии мегаспороцита перед мейозом, гипостаза становится 1—2-слойной. *г* — гипостаза, *и г* — инициальный слой гипостазы, *и и* — инициации интегумента, *и пд* — инициали подиума, *н к* — нуцеллярный колпачок, *пс* — постамент, *п т* — париетальная ткань, *пр т* — прокамбиальный тяж, *с к* — спорогенная клетка. Масштабная линейка — 30 мкм.

луса и наружная область халазы и фуникулуса, базальной зоны — базальная (осевая) область нуцеллуса и прокамбиальные тяжи клеток халазы и фуникулуса.

В процессе дальнейшего развития клетки археспория делятся периклинально с образованием наружу париетальных клеток, а внутрь — спорогенных. В эпидермальном и субэпидермальном слоях примордия семязачатка начинают выделяться клетки, вытянутые в радиальном направлении и характеризующиеся более плотной цитоплазмой. Периклинальные и наклонные деления этих клеток приводят к формированию единственного массивного **интегумента** (рис. 4, *1*; табл. II, *5*). В сформированном семязачатке он состоит из 10—12 слоев и лишь в области микропиле — 7—8-слойный. В последнем случае, несмотря на сокращение числа слоев, интегумент тем не менее выглядит более массивным, так как в области микропиле клетки ориентированы в длину не вдоль, а поперек семязачатка (рис. 5, *1*, *2*). Следует отметить, что инициация интегумента у *C. vulgaris* имеет некоторые осо-

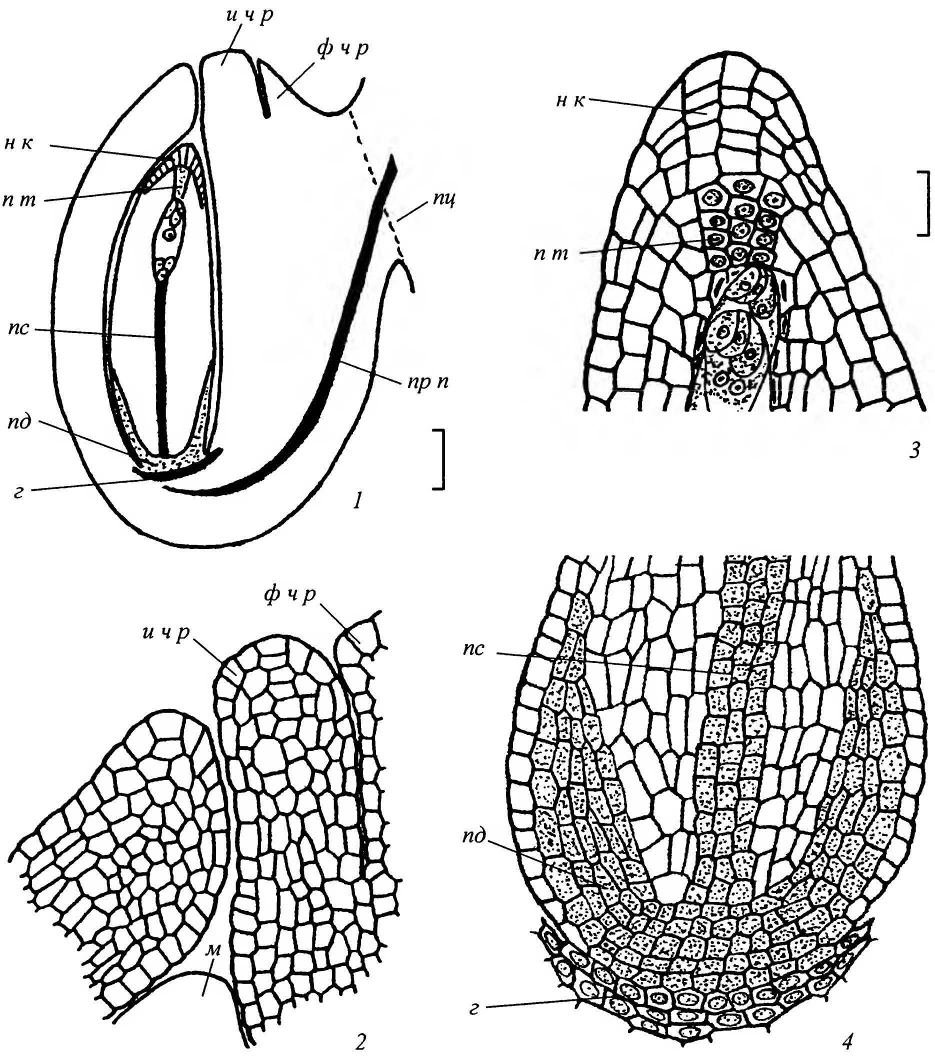


Рис. 5. Сформированный семязачаток у *Cerasus vulgaris*.

*1* — гемитропный, унитегмальный, крассинуцеллятный (в нуцеллусе дифференцируются нуцеллярный колпачок, париетальная ткань, постамент и подиум) семязачаток с гипостазой, массивным рафе и коротким фуникулусом; *2* — строение интегумента и рафе в области микропиле, видны самостоятельные интегументальная и фуникулярная части рафе (билатеральный срез); *3*, *4* — микропилярная (*3*) и халазальная (*4*) части нуцеллуса с гипостазой (сагиттальный срез). *пр п* — проводящий пучок, *и ч р* — интегументальная часть рафе, *м* — микропиле, *ф ч р* — фуникулярная часть рафе. Остальные обозначения те же, что на рис. 2 и 4. Масштабные линейки, мкм: *1* — 10, *2*—*4* — 20.

бенности. Во-первых, в этом процессе принимают участие как эпидермальные, так и субэпидермальные инициали (дермально-субдермальный тип, по Шамрову, 2003). Во-вторых, в области формирования интегумента инициали располагаются в 4 слоя в эпидерме и в 2 слоя в субэпидерме, тогда как для большинства растений характерно 2-слойное расположение инициальных клеток в эпидерме и 1-слойное — в субэпидерме. Генезис интегумента на ранних стадиях напоминает собой синхронное развитие внутреннего и наружного интегументов битегмального семязачатка на базе общих инициалей в ходе конгенитального срастания в единую морфологическую структуру. Такой путь перехода от би- к унитегмальности, вероятно, присущ представителям тех семейств, для которых характерно раннее объединение двух интегументов в один в случае их одинакового происхождения (Bouman, 1984). К таким семействам относится и сем. *Rosaceae*, для которого характерны семязачатки как с двумя, так и одним интегументом (Schnarf, 1931; Мандрик, Петрус, 1985; Takhtajan, 1997). Исходя из литературных данных по строению интегументов у представителей родов *Cerasus* и *Prunus*, можно сделать заключение о том, что оба интегумента у них на значительном протяжении объединены в одну общую морфологическую структуру и только в области микропиле видны самостоятельные внутренний и наружный интегументы (Harrold, 1935; Sarfatti, 1958; Eaton, 1959a; Pimienta, Polito, 1982, 1983; Labrecque, Barabé, 1984; Labrecque et al., 1985). Для *C. vulgaris* наличие битегмального семязачатка (Bradbury, 1929; Corner, 1976; Меликян, Бондарь, 1996) не согласуется с полученными в нашем исследовании данными о формировании одного массивного интегумента. Это расхождение, возможно, связано с отсутствием данных по генезису интегумента, а отсутствие внутреннего интегумента в составе семенной кожуры объясняется его ранним исчезновением. Кроме того, в одной из работ (Bradbury, 1929) на рисунке изображен один интегумент, а фуникулярная часть рафе принята за наружный интегумент.

На основании зонального строения примордия семязачатка в **нуцеллусе** топографически выделяются апикальная, базальная и латеральная области. Апикальная область нуцеллуса представлена 5—7-слойной париетальной тканью, клетки которой располагаются в 3 продольных ряда от эпидермы до развивающегося мегаспороцита (рис. 4, *2*). В процессе развития часть клеток, прилегающих к формирующемуся зародышевому мешку, разрушается и в сформированном семязачатке париетальная ткань 4—5-слойная (рис. 5, *3*). С началом мейоза за счет периклинальных делений клеток эпидермы нуцеллуса формируется 2—5-слойный нуцеллярный колпачок, клетки которого располагаются правильными рядами (рис. 4, *2*; 5, *3*).

Латеральная область нуцеллуса относительно массивная (7—8 слоев). Базальная область в виде колонки, образованная тремя рядами клеток, представляет собой осевую часть нуцеллуса. За счет деятельности клеток этих областей формируются постамент и подиум (рис. 5, *1*). В постамент трансформируется бо́льшая часть продольных клеток под зародышевым мешком. Лишь 3 слоя клеток в основании нуцеллуса входят в состав центральной части бокаловидного подиума. Латеральная часть подиума (2—3-слойная) образуется за счет периклинальных делений субэпидермальных клеток в нижней 1/3 нуцеллуса. Клетки постамента и центральной части подиума преимущественно таблитчатые, тогда как в латеральной части подиума они вытянутые (рис. 4, *2*, *3*; 5, *3*, *4*; табл. II, *6*).

Таким образом, по строению и развитию нуцеллуса семязачаток у *C. vulgaris* является крассинуцеллятным и характеризуется дифференциацией в нуцеллусе постамента, подиума, париетальной ткани и нуцеллярного колпачка. Поскольку субэпидерма примордия семязачатка является двуслойной, особенности формирования нуцеллуса укладываются в рамки компликатной вариации крассинуцеллятного типа (Шамров, 2002). В литературе указывается на некоторые особенности строения нуцеллуса у представителей родов *Cerasus* и *Prunus*. Так, у *P. dulcis* (Pimienta, Polito, 1983) отмечалось образование париетальной ткани. У *C. avium* (Tukey, 1933) обнаружена, как и у *C. vulgaris*, 5—7-слойная париетальная ткань. У *P. persica* (Harrold, 1935) кроме 3—4-слойной париетальной ткани был описан 2—3-нуцеллярный колпачок. У *C. avium* (Rühle, 1924; Tukey, 1933) и *P. domestica* (Суркова, Скипина, 1966) в нуцеллусе выявлены слои удлиненных клеток с крупными ядрами, идущих от мегаспороцита до халазы, что соответствует постаменту в нашем исследовании (Шамров, 2002).

**Халаза** составляет небольшую часть семязачатка по сравнению с нуцеллусом и интегументом (рис. 5, *1*) и может быть охарактеризована как мезохалаза (Шамров, 2004). Она состоит из 8—10 слоев тонкостенных клеток. Наличие пахихалазы, указанной для представителей подсем. *Amygdaloideae* (Corner, 1976), для изученного нами вида *C. vulgaris* не выявлено.

**Гипостаза** формируется в виде единого инициального слоя в основании нуцеллуса и интегумента на стадии спорогенных клеток (рис. 4, *1*). Ее клетки сначала почти изодиаметрические и густоплазменные. В дальнейшем они делятся и в сформированном семязачатке гипостаза является 2—3-слойной, приобретая форму чаши. Клетки становятся таблитчатыми и вытянутыми перпендикулярно продольной оси семязачатка (рис. 4, *3*; 5, *4*). Наличие гипостазы (нем. Chalazalkorkgewebe) указывается лишь в работе по *P. communis* (Sarfatti, 1958). Перед оплодотворением оболочки клеток гипостазы, подиума и базальной части постамента у *C. vulgaris* интенсивно окрашиваются на полисахариды, о чем указывалось в литературе и для *C. avium* (Tukey, 1933).

**Морфологический тип семязачатка.** В литературе тип семязачатка в подсем. *Amygdaloideae* определяют по-разному: анатропный (Гладкова, 1981), анатропный или почти гемитропный (Melchior, 1964), гемитропный (Мандрик, Петрус, 1985) и даже кампилотропный (Тахтаджян, 1966; Takhtajan, 1997). Для изученных видов родов *Cerasus* и *Prunus* указывается, что семязачатки у них анатропные (Péchoutre, 1902; Harrold, 1935; Sarfatti, 1958; Pimienta, Polito, 1982, 1983; Березенко, 1982; Labrecque, Barabé, 1984; Labrecque et al., 1985). Результаты нашего исследования по морфологии семязачатка у *C. vulgaris* свидетельствуют о том, что семязачаток у этого вида гемитропный (в литературе четкий семязачаток гемитропного типа представлен на микрофотографии в работе Г. А. Филимоновой, 1962). Следует подчеркнуть, что собственно фуникулус очень короткий, но достигает в ширину значительных размеров. Для семязачатка характерно образование массивного рафе, однако интегумент не полностью срастается с фуникулусом, о чем свидетельствует наличие выроста в микропилярной части семязачатка (рис. 5, *1*, *2*). Проводящий пучок из плаценты, входя через собственно фуникулус, далее проходит по фуникулярной области рафе и оканчивается в халазе вблизи гипостазы (рис. 5, *1*). В литературе семязачаток часто обозначают как анатропный, поскольку не всегда удается идентифицировать его фуникулус и место прикрепления. Однако даже в тех случаях, когда последние видны на сагиттальных срезах завязи, а авторы изображают семязачаток как гемитропный (Harrold, 1935), при упоминании в тексте его характеризуют как анатропный. Наличие гемитропного семязачатка, вероятно, характерно для многих представителей подсем. *Amygdaloideae* (Суркова, Скипина, 1966; Мандрик, Петрус, 1985) и сем. *Rosaceae* (Péchoutre, 1902; Bessy, 1898; Juel, 1927).

**Археспорий, мегаспороцит, зародышевый мешок.** В сем. *Rosaceae* описан многоклеточный археспорий. В этой связи интересно было проследить начальные этапы дифференциации археспориальных клеток и конечные результаты их трансформации у *C. vulgaris*. Как уже было отмечено, на ранних стадиях развития в субэпидермальном слое примордия семязачатка выделяются несколько (3—6) крупных густоплазменных клеток (рис. 3, *3*). Часть из этих клеток, преимущественно центральные по положению в примордии семязачатка, делятся периклинально на париетальные (наружу) и спорогенные (внутрь) (рис. 4, *1*). Дальнейшее развитие получает, как правило, одна клетка. Редко можно наблюдать формирование 2 мега-

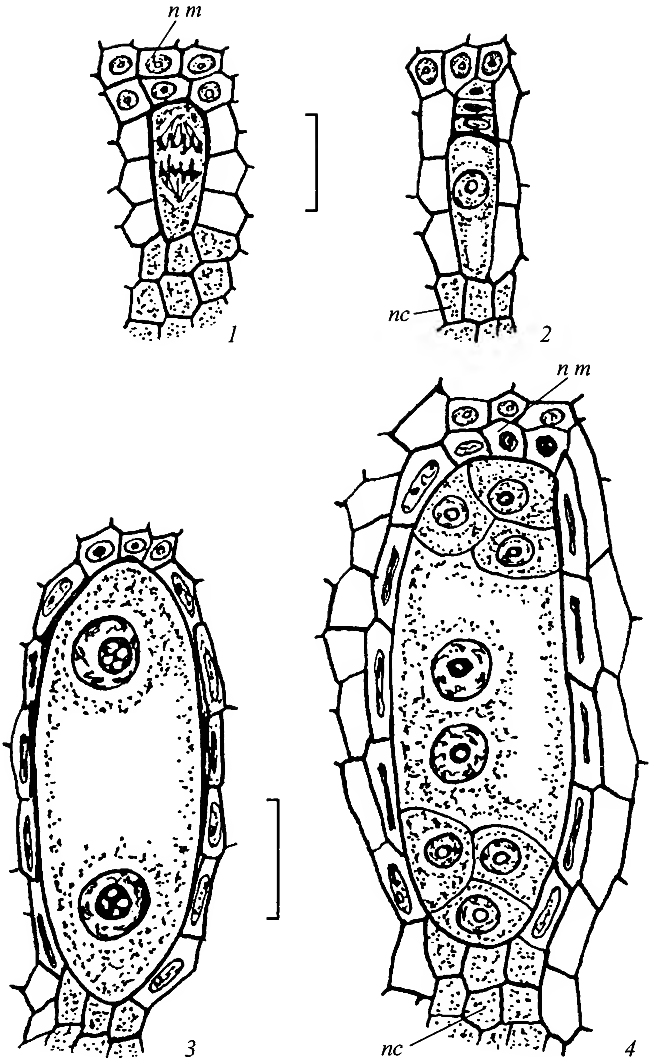


Рис. 6. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Cerasus vulgaris*.

*1* — делящийся мегаспороцит; *2* — линейная тетрада, халазальная мегаспора в которой является функциональной; *3*, *4* — 2-ядерный (*3*) и сформированный (*4*) зародышевый мешок. Обозначения те же, что и на рис. 4 и 5. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2* — 20, *3*, *4* — 10.

спороцитов и как следствие 2 зародышевых мешков (рис. 4, *2*; 5, *3*). Таким образом, для *C. vulgaris* характерно образование потенциально многоклеточного археспория (Шамров, 2002). У *Prunus* из того же подсемейства, что и *Cerasus*, обычно лишь одна спорогенная клетка трансформируется в мегаспороцит (Мандрик, Петрус, 1985). Однако для некоторых видов (*P. armeniaca* — Eaton, Jamont, 1965) было отмечено развитие нескольких мегаспороцитов, мегаспор одной тетрады и зародышевых мешков, при этом в большей части семязачатков формируется один зародышевый мешок.

Мегаспороцит, имеющий удлиненно-округлую форму, вступает в мейоз, и затем формируется линейная тетрада мегаспор (рис. 6, *1*, *2*). Зародышевый мешок развивается из халазальной (самой крупной в тетраде) мегаспоры по Polygonum-типу (рис. 6, *3*, *4*). Перед оплодотворением он состоит из яйцеклетки и двух синергид, центральной клетки с вторичным ядром и трех антипод, расположенных в виде треугольника (рис. 5, *1*). Полученные результаты согласуются с имеющимися литературными данными по *C. avium* (Rühle, 1924; Tukey, 1933; Eaton, 1959a; Чолахян и др., 1975), *C. vulgaris* (Bradbury, 1929; Березенко, 1982), *P. persica* (Jarrold, 1935), *P. dulcis* (Pimienta, Polito, 1983).

## Благодарности

Автор благодарит А. А. Бабро и Г. Ю. Виноградову за техническую помощь при подготовке рисунков и фотографий к статье.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта президента РФ «Ведущие научные школы РФ» (проект № НШ-4834.2006.4).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Березенко Н. П.* Особенности формирования женского гаметофита у вишни и прорастание пыльцы при межвидовых реципрокных скрещиваниях ее с черешней // Цитология и генетика. 1982. Т. 16. № 1. С. 32—38.

*Березенко Н. П., Радіоненко А. Я.* Морфогенез та ембріональний розвиток черешні (*Cerasus avium* L.) // Укр. бот. журн. 1965. Т. 22. № 6. С. 9—17.

*Волгин С. А., Тихомиров В. Н.* О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 6. С. 63—74.

*Гладкова В. Н.* Семейство розовые, или розоцветные // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 2. С. 175—187.

*Камелин Р. В.* Розоцветные (*Rosaceae*). Барнаул, 2006. 100 с.

*Мандрик В. Ю., Петрус Ю. Ю.* Семейство *Rosaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1985. Т. 3. С. 55—64.

*Меликян А. П., Бондарь Н. А.* Семейство *Rosaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1996. Т. 5. С. 102—123.

*Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М., 1974. 288 с.

*Суркова Л. И., Скипина К. П.* Эмбриология некоторых сортов сливы // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1966. № 3. С. 124—127.

*Тахтаджян А. Л.* Структурные типы гинецея и плацентация семязачатков // Изв. Арм. филиала АН СССР. 1942. Т. 3—4 (17—18). С. 91—112.

*Тахтаджян А. Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.

*Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. Л., 1966. 611 с.

*Тахтаджян А. Л.* Плодолистики, или карпелли // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 31—33.

*Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

*Тимонин А. К.* Большой практикум по ботанике: цветок. М., 2005. 34 с.

*Филимонова Г. А.* Эмбриологические особенности цветочных почек некоторых сортов вишен // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1962. № 2. С. 115—117.

*Чолахян Д. П., Даниелян А. Х., Самвелян Г. Е.* О женском гаметофите и цитоэмбриологии процесса оплодотворения *Cerasus avium* (L.) Moench. // Биол. журн. Армении. 1975. Т. 28. № 7. С. 46—52.

*Шамров И. И.* Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 10. С. 1—30.

*Шамров И. И.* Интегумент цветковых растений: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 6. С. 1—30.

*Шамров И. И.* Структурная дифференциация семязачатка цветковых растений: халаза, фуникулус, обтуратор // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 1—17.

*Bessey E. A.* The comparative morphology of the pistils of the *Ranunculaceae*, *Alismataceae*, and *Rosaceae* // Bot. Gaz. 1898. Vol. 26. N 5. P. 297—313.

*Bouman F.* The ovule // Embryology of the angiosperms / Ed. by B. M. Johri. Berlin etc., 1984. P. 123—157.

*Bradbury D.* A comparative study of the developing and aborting fruits of *Cerasus vulgaris* // Amer. J. Bot. 1929. Vol. 41. N 6. P. 525—542.

*Corner E. J. H.* The seeds of dicotyledons. Cambridge etc., 1976. Vol. 1. 311 p.; Vol. 2. 552 p.

*Eaton G. W.* A study of megagametophyte in *Cerasus avium* and its relation to fruit setting // Can. J. Plant Sci. 1959a. Vol. 49. N 4. P. 466—476.

*Eaton G. W.* Twins in *Cerasus avium* L. // Can. J. Bot. 1959b. Vol. 37. N 6. P. 1203—1205.

*Eaton G. W., Jamont A. M.* Embryo sac development in the apricot, *Prunus armeniaca* L. CV Constant // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 1965. Vol. 86. P. 95—101.

*Eckardt T.* Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung der pseudomonomeren Gynoeceums // Nova Acta Leopoldina. N. F. Bd 5. S. 1—112.

*Harrold T. J.* Comparative study of the developing and aborting fruits of *Prunus persica* // Bot. Gaz. 1935. Vol. 96. N 3. P. 505—520.

*Juel H. O.* Über die Blütenanatomie einiger Rosaceen // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. 1927. Vol. Extra ord. edit. P. 1—31.

*Labrecque M., Barabé D.* Développement du fruit de *Prunus serotina* (*Rosaceae*) // Can. J. Bot. 1984. Vol. 62. N 2. P. 195—196.

*Labrecque M., Barabé D., Vieth J.* Développement du fruit de *Prunus virginiana* (*Rosaceae*) // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. N 2. P. 242—251.

*Melchior H.* A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien mit besonderer Berücksichtigung der Nutzpflanzen nebst einer Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde. Berlin—Nikolassee, 1964. Bd II. 666 S.

*Péchoutre F.* Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées // Ann. Sci. Nat. Bot. 1902. T. 8. N 16. P. 1—158.

*Pimienta E., Polito V. S.* Ovule abortion in «Nonpareil» almond (*Prunus dulcis* [Mill.] D. A. Webb) // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69. N 6. P. 913—920.

*Pimienta E., Polito V. S.* Embryo sac development in almond [*Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb] as affected by cross-, self- and non-pollination // Ann. Bot. 1983. Vol. 51. N 4. P. 469—479.

*Rühle K.* Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Prunus* // Bot. Arch. 1924. Bd 8. H. 1—2.

*Sarfatti G.* Ricerche sull'endosperma e l'austorio endospermatico di *Prunus communis* // Nuovo Giorn. Bot. Ital. 1958. Vol. 65. N 1. P. 371—375.

*Schnarf K.* Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1931. 354 S.

*Takhtajan A.* Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

*Troll W.* Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Jena, 1957. 420 S.

*Tukey H. B.* Embryo abortion in early-ripening varieties of *Prunus avium* // Bot. Gaz. 1933. Vol. 94. N 3. P. 433—468.

## SUMMARY

The gynoecium and ovule genesis in *Cerasus vulgaris* was studied for the first time. Pseudomonomeric gynoecium consists of two carpels, differing in dimension, structure, and reproductive ability. A large carpel is fertile and 4 ovules are formed in it. Two ovules only develop, whereas the others stay at primordial stage. In a small sterile carpel ovules do not arise, although there ate rudimentary placentae in the apical part of the ovary. Proceeding from peculiarities of the carpel structure (ovaries of both carpels are almost fused together), the gynoecium in *C. vulgaris* may be determines as syncarpous. The ovule is hemitropous, crassinucellate, unitegmic, characterized by short funiculus, massive raphe and hypostase. The integument is of dermal-subdermal origin and forms as unite organ during congenial fusion at the base of common initials of two integuments of bitegmic ovule. The postament and podium are distinguished in the nucellus. Archesporium is potentially many-celled. One cell develops, as a rule. Rarely two cells transform into megasporocytes and two embryo sacs are seen later in the nucellus. Megaspore tetrad is linear. Embryo sac develops by Polygonum-type.

# СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.394

© И. И. Гуреева,[1] К. Н. Пейдж[2]

## РОД *PTERIDIUM* (*HYPOLEPIDACEAE*) В СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

## I. I. GUREYEVA, C. N. PAGE. THE GENUS *PTERIDIUM* (*HYPOLEPIDACEAE*) IN THE NORTHERN EURASIA

[1] Томский государственный университет
634050 Томск, пр. Ленина, 36
E-mail: gureyeva@bio.tsu.ru
[2] University of Exeter in Cornwall
Penryn, Cornwall TR10 9EZ, United Kingdom
Поступила 22.02.2007
Окончательный вариант получен 26.11.2007

На территории Северной Евразии род *Pteridium* включает 2 вида — *P. aquilinum* (L.) Kuhn и *P. pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill. В пределах *P. aquilinum* (L.) Kuhn различаются 3 морфологически отличных — subsp. *aquilinum*, subsp. *atlanticum* C. N. Page и subsp. *fulvum* C. N. Page. В пределах *P. pinetorum* различаются 2 слабо морфологически отличных подвида — subsp. *pinetorum* и subsp. *sibiricum* Gureeva et C. N. Page.

Ключевые слова: *Pteridium*, Северная Евразия.

Род *Pteridium* Gled. ex Scop. привлекает ботаников с начала XX в. как наиболее широко распространенный по всей суше род папоротников. Классический взгляд на таксономию этого рода состоял в том, что он признавался монотипным, представленным единственным видом — *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn с семикосмополитным ареалом. Несмотря на большой интерес к этому роду, значительное число работ, посвященных как таксономии, так и биологии орляка, и даже существование международной группы по орляку (The International Bracken Group), ясного представления о его полиморфизме, статусе и ареалах отдельных таксонов пока нет.

Одним из первых ревизию *Pteridium* в мировом масштабе провел R. M. Tryon (1941), признав, что род представлен одним видом — *Pteridium aquilinum* с 2 подвидами: *P. aquilinum* subsp. *typicum*, распространенным в Северном полушарии, и *P. aquilinum* subsp. *caudatum* (Hook.) Tryon — в Южном. В пределах subsp. *typicum* им выделено 8, в пределах subsp. *caudatum* — 4 региональные разновидности. Ареал в Северном полушарии от Северной Европы до Дальнего Востока и далее в Северной Америке, по мнению R. M. Tryon, занимает *Pteridium aquilinum* subsp. *typicum* var. *latiusculum* (Desv.) Underw. ex Heller (этот таксон был описан из Ньюфаундленда первоначально в ранге вида *Pteris latiuscula* Desv.). Для большей части Европы (в Восточной Европе — до Черного моря и Кавказа), Северной Африки, Центральной Америки R. M. Tryon приводил *Pteridium aquilinum* subsp. *typicum* var. *typicum*.

R. M. Tryon не был единственным, кто признавал региональную дифференциацию орляка, хотя и на уровне подвидов и разновидностей. Несколько раньше к выводу о многовидовой структуре рода пришел R.-Ch. Ching (1940), который считал, что *Pteridium* представлен по крайней мере 5—6 самостоятельными видами. Такого же мнения придерживался E. B. Copeland (1947), который считал более приемлемым трактовать род как включающий 6 или более видов.

За последние 30 лет один из авторов не раз обращался к изучению орляка (Page, 1976, 1989, 1990, 1997; Page, Mill, 1995a, b). Для территории Британии и Ирландии он приводил наряду с *P. aquilinum* subsp. *aquilinum* еще 2 описанных им подвида *P. aquilinum* — subsp. *atlanticum* C. N. Page (Page, 1989) и subsp. *fulvum* C. N. Page (Page, Mill, 1995a). Популяции орляка, обнаруженные им в Шотландии, первоначально были отнесены к *P. aquilinum* subsp. *latiusculum* (Desv.) C. N. Page (Page, 1989), однако исследование, предпринятое им в полевых условиях в различных местообитаниях орляка в Северной Америке, показало, что американские растения, приписываемые R. M. Tryon (1941) к var. *latiusculum*, не идентичны шотландским. Поэтому позднее шотландские популяции были описаны в качестве самостоятельного вида — *P. pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill (Page, Mill, 1995a: 140), причем к этому виду наряду с типичным subsp. *pinetorum* был отнесен и subsp. *osmundaceum* (Chirst) C. N. Page (Page, Mill, 1995a), описанный первоначально как разновидность *P. aquilinum* (*P. aquilinum* var. *osmundaceum* Christ.).

На протяжении последних десятилетий проблему систематики орляка неоднократно обсуждал J. A. Thomson (2000, 2004; Thomson et al., 1995), который наряду с морфологическими признаками использовал и данные молекулярных исследований. В 2000 г. он считал, что некоторые принятые R. M. Tryon'ом (1941) разновидности *P. aquilinum*, в том числе var. *aquilinum* и var. *latiusculum*, предпочтительнее было бы трактовать как отдельные виды (Thomson, 2000), однако в более поздней работе он уже не рассматривает эти таксоны на уровне видов (Thomson, 2004), считая, что таксоны орляка, когда-либо признававшиеся для территории Европы и Азии, принадлежат к единственному виду — *P. aquilinum* (L.) Kuhn, имеют подвидовой ранг и отчетливо объединяются в 2 морфологически и генетически отличные группы, соответственно двум морфотипам — «aquilinum» и «latiusculum». Подробно рассматривая в цитированной работе морфотип «latiusculum» (в том числе с использованием данных изоэнзимного анализа, сравнительного изучения хлоропластной ДНК и др.) он признает для Северной Голарктики 3 подвида: *P. aquilinum* subsp. *pinetorum* (C. N. Page et R. R. Mill) J. A. Thomson, распространенный в Северной, Центральной и Восточной Европе до севера Украины, и в Сибири; *P. aquilinum* subsp. *japonicum* (Nakai) A. Löve et D. Löve, распространенный в Японии, Корее, Китае и на Дальнем Востоке России (Камчатка, Амур, Сахалин), и *P. aquilinum* subsp. *latiusculum* (Desv.) Hulten, распространенный только в Северной Америке (Канада, северные и восточные районы США, Мексика).

Из других работ, в которых приводятся результаты молекулярных исследований орляка, стоит упомянуть работы W. D. Speer (2000; Speer et al., 2002), который отмечает, что шотландские, скандинавские и российские [с севера Европейской России — И. Г.] популяции более близки друг к другу, чем к американскому *latiusculum*, и F. J. Rumsey с соавт. (1991), считающих на основании изоэнзимного анализа, что европейский орляк морфотипа «latiusculum» и североамериканский *latiusculum* нельзя интерпретировать как один таксон.

В советской и российской литературе для территории СССР, России и региональных флор приводился и приводится, как правило, один вид — *P. aquilinum* (Крылов, 1927; Фомин, 1934; Ершова, 1971, 1977; Красноборов, 1988; Шмаков, 1999, 2005; Гуреева, 2001; Ershova, 2000), в некоторых обработках рода для региональных флор имеются упоминания о формах, разновидностях и видах орляка. Так, А. В. Фомин в обработке папоротников для «Флоры Сибири и Дальнего Востока» (1930) приводил 2 формы (f. *glabrum* Hook. и f. *lanuginosum* Hook.) и 2 разновидности (var. *osmundaceum* Christ. и var. *caudatum* Hook.) *P. aquilinum*, замечая при этом, что в пределах Западной Сибири встречаются формы европейские, тогда как var. *osmundaceum* и var. *caudatum* представлены на Дальнем Востоке. А. А. Гроссгейм (1939) для Кавказа приводил, кроме *P. aquilinum*, еще и *P. tauricum* (C. Presl) V. Kreczetovicz.

В последние годы проводились специальные морфометрические исследования в популяциях орляка в Европейской России и на Кавказе, в результате чего установлен полиморфизм рода на этой территории, который отражен в таксонах разных категорий — видах, подвидах, разновидностях. Н. И. Шорина и О. Н. Пересторонина (Пересторонина, 1999; Шорина, Пересторонина, 1999; Shorina, Perestoronina, 2000) первыми привели «*pinetorum*», правда, в качестве разновидности *P. aquilinum* для северо-востока Европейской России (Кировская обл.), однако позже О. Н. Пересторонина (2003) тот же материал отнесла к *P. aquilinum* subsp. *aquilinum*.

Последний на настоящий момент обзор по орляку в Восточной Европе и Северной Азии дан Н. Н. Цвелёвым (2005), в котором он считает нужным принять для этой территории 2 вида — *P. aquilinum* (L.) Kuhn (включая *P. tauricum*), встречающийся на Кавказе, в Закарпатье, в Крыму, в окр. Одессы, и *P. latiusculum* (Desv.) Hieron. ex Fries, распространенный более широко в Восточной Европе и Северной Азии.

Проблемы таксономии орляка не в последнюю очередь связаны с проблемами его типификации, подробно обсуждавшимися E. Sheffield с соавт. (1989), C. N. Page, R. R. Mill (1995b) и J. A. Thomson (2004). R. M. Tryon (1941) из всех цитат, приведенных К. Линнеем в «Species plantarum» (Linnaei, 1753: 1075), избрал в качестве типа для базионима *Pteris aquilina* рисунок из книги L. Fuchs'a (Fuchsio, 1542): «*Felix femina*» in Fuchs, Hist. Stirp., 596, 1542, ссылаясь на то, что в 1753 г. К. Линней не имел образца *Pteris aquilina* в своем гербарии [на самом деле в линнеевской коллекции имеются прекрасные гербарные образцы орляка, которые сейчас хранятся в Линнеевском обществе (LINN, Лондон) — И. Г.]. Вместе с тем первой ссылкой, поставленной К. Линнеем после полиноминала, к которому относится эпитет «*aquilina*», является ссылка на «Hortus Cliffortianus» — «Hort. Cliff. 473». Известно, что в 1735—1737 гг. К. Линней работал в саду Hartecamp у бургомистра Амстердама G. Clifford'a, где ему было поручено описать и классифицировать как коллекцию живых растений, так и гербарных образцов, итогом чего стал труд «Hortus Cliffortianus» (Linnaei, 1737), в котором на с. 473 приведен род *Pteris*, а полиноминал, соответствующий *Pteris aquilina* в «Species Plantarum» (Linnaei, 1753), приведен под № 6. Поэтому логично было бы выбрать в качестве лектотипа экземпляр из гербария «Hortus Cliffortianus». В настоящее время эта историческая коллекция хранится в Гербарии Музея Естественной истории (BM, Лондон), где номером 473, на который ссылается К. Линней (Linnaei, 1753), помечены 2 экземпляра «473 Pteris 6» (сейчас пронумерованы как BM000647565 и BM000647566). В 1964 г. M.-L. Tardeu-Blott называет в качестве лектотипа *Pteridium aquilinum* образец «473 Pteris 6», не уточняя, однако, какой из двух экземпляров имеется в виду — «473 Pteris 6?» или «473 Pteris 6». В 1980 г. один из них, 473 Pteris 6?, пронумерованный сейчас как BM000647565, был избран B. Parris как «Lectotype of *Pteris aquilina*», но, как замечают E. Sheffield с соавт. (1989), этот выбор не был надлежащим образом опубликован. Эти же авторы считают, что наличие гербарного материала, который наверняка использовал К. Линней, делает незаконным избрание рисунка Fuchs'a в качестве лектотипа. Другой экземпляр, «473 Pteris 6» (сейчас пронумерован как BM000647566), собранный в Северной Америке и помеченный Gronovius'ом

«Ex Nova Anglia [...] D. Du Bois 5136», по мнению E. Sheffield с соавт. (1989), представляет «типичный материал с этой территории», т. е. принадлежит к *Pteridium latiusculum* sensu C. N. Page, R. R. Mill (1995b). J. A. Thomson (2004), подробно обсуждая проблемы типификации орляка, пишет, что поскольку выбор экземпляров из Hortus Cliffortianus «473 *Pteris* 6» неоднозначен, из 2 имеющихся экземпляров этого гербария BM000647565 и BM000647566 следует выбрать первый как более соответствующий линнеевскому указанию в «Species plantarum» (1753): «Habitat in Europae sylvis, praesertim caeduis». В результате из 2 имеющихся образцов J. A. Thomson избирает образец «Hortus Cliffortianus 473 *Pteris* 6? (BM000647565)» в качестве эпитипа для поддержания рисунка L. Fuchs'a («Filix femina, Fuchs, Historiae Stirpium: 596, misprinted 569, 1542») как типа. Этот образец соответствует таксону, обитающему в средних широтах континентальной Европы, в Центральной и Южной Британии.

В 2007 г. нам удалось просмотреть и сравнить имеющиеся материалы по типификации орляка. Упоминавшийся рисунок Fuchs'a (Fuchsio, 1542), помещенный на с. 596 (на самом деле страница помечена как 569, что является опечаткой), представляет собой иллюстрацию к описанию «Filix-foemina», помещенному на с. 597 этого труда. Рисунок выполнен без детализации признаков, и по нему довольно трудно составить представление о том, какой таксон имеется в виду, хотя он, несомненно, изображает орляк. Гербарный образец № BM000647566 действительно представляет морфотип «latiusculum» и относится, скорее всего, к *P. latiusculum*, поскольку собран в Северной Америке, где этот вид обычен. На гербарном листе смонтирована верхняя часть не вполне развернувшейся вайи. Гербарный образец BM000647565 смонтирован из трех частей, одна из которых представляет собой верхнюю часть вайи, две других — перья не из одной пары, возможно, из средней части вайи, скорее всего, молодого растения. Но, в любом случае, по этим частям вайи можно судить о том, что гербарный образец представляет таксон, распространенный в средних широтах Европы, а именно *P. aquilinum* subsp. *aquilinum* (sensu C. N. Page, R. R. Mill, 1995b).

Таким образом, согласно имеющимся на данный момент типификациям, эпитет *aquilinum* остается за таксоном, представляющим «aquilinum»-морфотип. Хотя высказывались мысли о том, что логичнее было бы оставить эпитет, данный К. Линнеем, за видом, широко распространенным на его родине, в Скандинавии, т. е. за представителем «latiusculum»-морфотипа — за *P. pinetorum* sensu C. N. Page (Page, Mill, 1995b) или *P. latiusculum* sensu Н. Н. Цвелёв (Цвелёв, 2005).

Итак, для территории Северной Евразии имеются упоминания о таксонах разных категорий, которые укладываются в представление о 2 морфотипах орляка — «aquilinum» и «latiusculum». Однако ясности в вопросе о ранге таксонов и их распространении на этой территории все же нет, что в особенности касается России и, в частности, Сибири. Поэтому с целью упорядочения представлений о том, что же имеется в виду под названием «*Pteridium aquilinum*» на этой территории, нами были предприняты исследования орляка в природных популяциях и изучение гербарных образцов в крупных Гербариях.

Рабочая гипотеза состояла в следующем:

— на территории Северной Евразии орляк представлен 2 самостоятельными видами, а они в свою очередь — достаточно хорошо различающимися расами (подвидами);

— на территории Сибири (по крайней мере, Западной Сибири), орляк представлен одним таксоном, близким к орляку из Шотландии, Скандинавии и большей части Европейской России;

— расы орляка достаточно хорошо различимы в природе, где для их идентификации можно применять комплекс признаков, в том числе поведенческих;

— для идентификации гербарных образцов можно использовать признаки базального пера.

## Материалы и методика

Отправной точкой наших исследований было заключение одного из нас (Page) о том, что на территории Британии *Pteridium* представлен 2 видами: *P. aquilinum*, включающим 3 подвида (subsp. *aquilinum*, subsp. *fulvum*, subsp. *atlanticum*), и *P. pinetorum*, включающим 2 подвида (subsp. *pinetorum* и subsp. *osmundaceum*), и представления другого автора (Гуреевой) о том, что в Сибири орляк довольно однороден по морфологическим и экологическим признакам. На большой территории от Алтая и Кузнецкого Алатау до Забайкалья он представлен, вероятно, одним таксоном, который традиционно обозначался как *P. aquilinum*, а в 2005 г. описан нами как подвид *P. pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill subsp. *sibiricum* Gureeva et C. N. Page (Гуреева, Пейдж, 2005).

Натурные наблюдения проводились совместно И. И. Гуреевой и C. N. Page в 2003—2004 гг. в Великобритании и И. И. Гуреевой в 2003—2006 гг. в Сибири. Гербарные материалы просмотрены в 2003—2007 гг. в Гербариях Великобритании (BM, E, K, LINN), Австрии (W, WU) и России (LE, MW, MHA, TK, NS, NSK, ALTB). Кроме того, использованы многолетние личные наблюдения каждого из соавторов.

Морфометрические исследования проводились в популяциях каждого из таксонов, которые названы соответственно подвидовым эпитетам — aquilinum, atlanticum, fulvum, pinetorum и sibiricum. Первые 3 популяции исследованы на территории Корнуолла (Cornwall, UK), pinetorum исследован в locus classicus *P. pinetorum* в окрестностях оз. Лох эн Эйлен, Шотландия (Loch an Eilein, Scotland, UK), из Сибири исследованы 5 популяций, которые объединены в 3 группы — западносибирскую (из окрестностей Новосибирска и Томска), алтайскую (Республика Алтай) и саянскую (Западный Саян в пределах Республики Хакасия), названные соответственно sibiricum1, sibiricum2 и sibiricum3. Для морфологической характеристики использовались мерные, счетные и расчетные признаки. Мерные признаки: 1 — дл. черешка (см), 2 — дл. пластинки вайи (см), 3 — дл. базального (1-го) пера (см), 4 — дл. 2-го пера (см), 5 — дл. 3-го пера (см), 6 — дл. рахиса между базальной и второй парами перьев (см), 7—8 — дл. базального базископического и акроскопического перышек на базальном пере (см), 9—12 — дл. 2-го и 3-го базископических и акроскопических перышек на базальном пере (см), 13 — дл. конечной доли (нерассеченной части) базального пера (мм), 14 — дл. конечной доли (нерассеченной части) базального базископического перышка на базальном пере (мм). Счетные признаки: 15—16 — число пар перьев (всего и в той или иной степени рассеченных), 17—18 — число пар перышек на базальном пере (всего и в той или иной степени рассеченных). Расчетные признаки: 19 — отношение дл. пластинки к дл. черешка, 20 — отношение дл. базального пера к дл. 2-го пера, 21 — отношение дл. базального базископического перышка к дл. базископического перышка в середине базального пера, 22 — отношение дл. базального пера к дл. базального базископического перышка этого пера, 23 — отношение дл. пластинки вайи к дл. базального пера. Измерения проводились только на живом материале. В каждой популяции измерялось не менее 25 вай. Данные обработаны методами математической статистики с использованием дискриминантного анализа. Анализ проводился в 3 вариантах: по всем морфологическим признакам (1—23), только по признакам, характеризующим базальное перо (3, 6—14, 17—18, 20—23), и только по расчетным признакам (19—23).

## Результаты и их обсуждение

По морфологическим признакам исследованные подвиды объединяются в 2 группы, представляющие два морфотипа: «aquilinum» — подвиды *P. aquilinum* (subsp. *aquilinum*, *atlanticum* и *fulvum*) и «latiusculum» — подвиды *P. pinetorum* (subsp. *pinetorum* и *sibiricum*). Различия между видами *P. aquilinum* и *P. pinetorum* состоят главным образом в форме и ориентированности вайи и перьев, строении базального пера, величине конечных сегментов перьев и перышек, текстуре и опушении пластинки вайи, периоде раскручивания вайи. Сравнительно-морфологический анализ вайи орляка из разных популяций показал, что сибирский орляк весьма отличается от такового из Центральной и Южной Британии, но очень сходен с шотландским *P. pinetorum* из locus classicus.

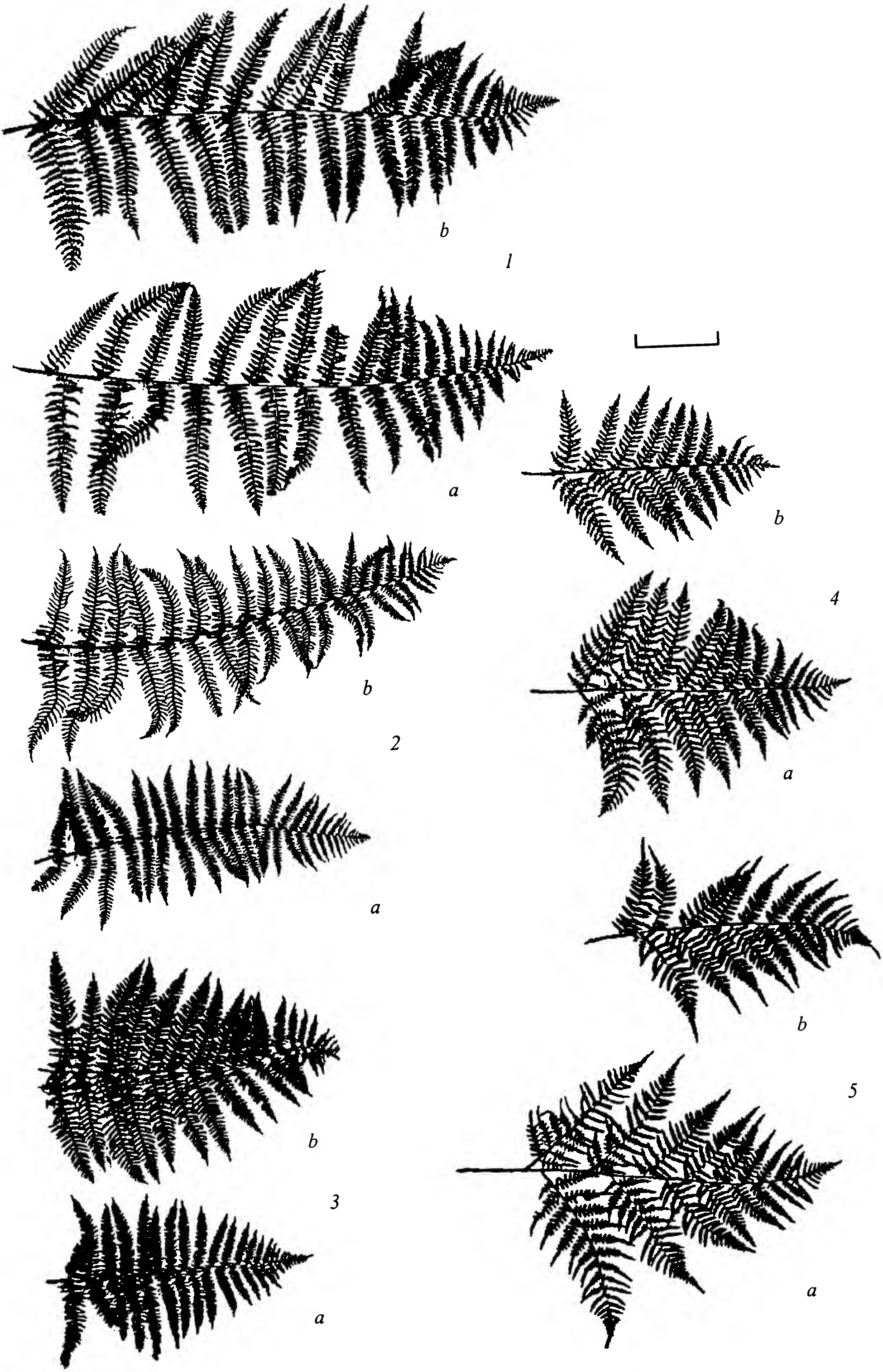
У исследованных подвидов *P. aquilinum* вайи почти прямостоячие, их перья располагаются ярусами одно над другим, наиболее крупными и рассеченными являются перья 2-й от основания пары, базальные перья продолговато-треугольные или треугольные (рис. 1, *1—3*), перышки продолговатые или продолговато-ланцетные, сидячие, или на очень коротких черешочках, прикрепляются к рахилле пера почти под прямым углом (80—90°), перья и перышки рассечены почти по всей длине, поэтому конечные их сегменты (нерассеченная часть) короткие, максимально до 10—12 мм дл. (рис. 2, *1—3*), пластинка вайи жесткая, кожистая, сверху зеленая, блестящая, снизу более или менее матовая, опушенная, преимущественно по жилкам. Характерным для подвидов *P. aquilinum* является то, что вайи разворачиваются в течение продолжительного времени, в порядке увеличения subsp. *fulvum* — subsp. *aquilinum* — subsp. *atlanticum*, причем у двух последних, особенно у subsp. *atlanticum*, вайи не разворачиваются полностью до конца вегетационного сезона: на их верхушке постоянно закладываются новые перья и она остается нераскрученной до конца сезона, в то время как базальные перья засыхают, особенно в зарослях; у subsp. *fulvum* период раскручивания вайи довольно продолжительный, но верхушка вайи разворачивается полностью, хотя верхние перья остаются «недораскрученными» и весьма отличаются по размерам от полностью развитых перьев. В связи с такой особенностью число полностью развитых перьев у подвидов *P. aquilinum* не превышает 5—6 пар (из 10—15).

У подвидов *P. pinetorum* рахис дугообразно назад изогнут (в местах отхождения базальной и второй пары перьев рахис последовательно отклоняется от направления роста черешка и базальной части рахиса на 35—45°), из-за чего перья располагаются не ярусами, а приблизительно в одной плоскости. Наиболее крупными и рассеченными являются базальные перья, которые имеют треугольно-яйцевидную форму (рис. 1, *4—5*), в целом повторяющую форму вайи, по величине ба-

---

Рис. 1. Форма и сравнительные размеры базального (*a*) и второго (*b*) от основания пера у подвидов *Pteridium aquilinum* (*1—3*) и *P. pinetorum* (*4*, *5*).

*1* — subsp. *aquilinum*, *2* — subsp. *atlanticum*, *3* — subsp. *fulvum*, *4* — subsp. *pinetorum*, *5* — subsp. *sibiricum*. Масштабная линейка — 10 см.


b
1
a
b
4
b
2
a
a
b
5
b
3
a
a

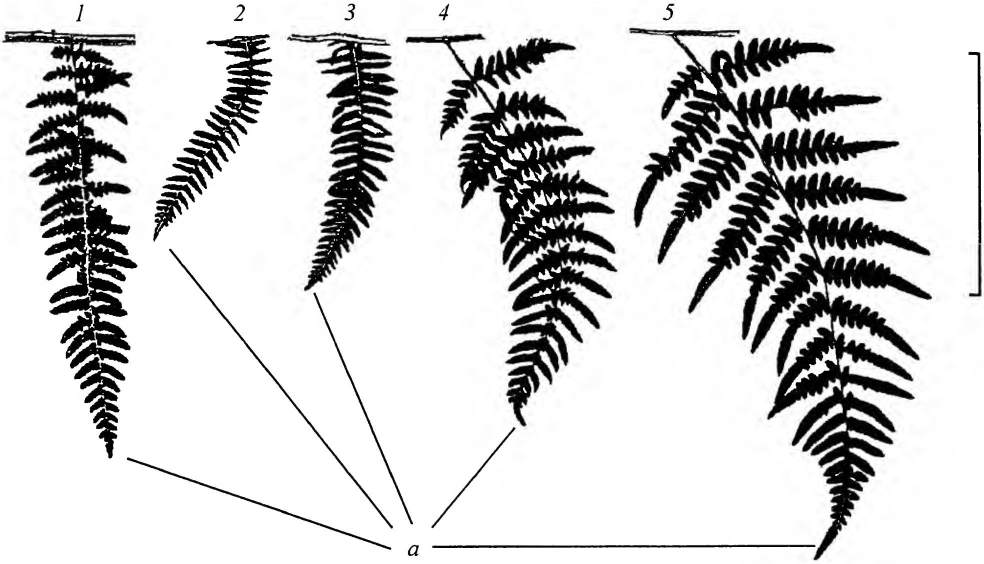


Рис. 2. Форма базального базископического перышка (сегмент 2-го порядка) базального пера у подвидов *Pteridium aquilinum* (*1—3*) и *P. pinetorum* (*4*, *5*).

*1* — subsp. *aquilinum*, *2* — subsp. *atlanticum*, *3* — subsp. *fulvum*, *4* — subsp. *pinetorum*, *5* — subsp. *sibiricum*. *a* — конечный сегмент перышка. Масштабная линейка — 10 см.

зальные перья почти равны остальной части вайи, отчего она выглядит трехраздельной; перышки удлиненно-яйцевидные, на явственных черешочках до 2.5 см, прикрепляются к рахилле пера под углом 45—50°. Перья и перышки на верхушках нерассеченные, отчего конечные их сегменты довольно длинные, до 25—30 мм (рис. 2, *4*—*5*); пластинка вайи травянистая, хотя и жестковатая, матовая, снизу по рахиллам и жилкам сегментов последнего порядка с редкими волосками или почти голая. В отличие от подвидов *P. aquilinum* у подвидов *P. pinetorum* вайи раскручиваются в течение относительно короткого времени — за 2—3 недели.

Особенностью орляка является отсутствие чешуй, характерных для большинства лептоспорангиатных папоротников, опушение состоит из волосков (иногда называемых волосовидными чешуями или членистыми волосками). Волоски двух типов — длинные, обычно изогнутые или закрученные, состоящие из нескольких (чаще 3—4) плоских вытянутых клеток, расположенных в один ряд, и короткие прямые, состоящие из 2—3 клеток, верхняя из которых заостренная. Длинные волоски бесцветные (в массе выглядят белыми), коричневые или рыжеватые, короткие волоски — белые. Длинные волоски особенно густо покрывают появляющиеся весной «улитки» (вайи в спирально скрученном состоянии).

Большинство описанных признаков можно определить только на живых растениях, по гербарным образцам для использования доступны чаще всего лишь такие признаки, как форма и рассеченность базального пера, угол отхождения перышек, опушенность пластинки, длина конечных сегментов пера и перышек, у мелких экземпляров — форма и рассеченность всей вайи. Однако, надо заметить, что в одной и той же популяции мелкие вайи как правило имеют рассечение на порядок меньше крупных, но именно такие вайи обычно гербаризируются, в результате чего создается ложное впечатление более слабой рассеченности. Такие вайи появляются, как правило, позже основной массы, а их слабая рассеченность объясняется развитием из незрелых зачатков.

Проведенный дискриминантный анализ выявил достаточно четкие отличия между 5 исследованными группами, избранными по систематическому принципу (aquilinum, atlanticum, fulvum, pinetorum и sibiricum), как по комплексу всех выбранных морфологических признаков (1—23), так и по комплексу признаков, характеризующих базальное перо (3, 6—14, 17—18, 20—23), и не выявил отличий между сибирскими выборками (sibiricum1—3). Наиболее значимыми признаками-дискриминаторами исследованных групп являются отношение длины базального базископического перышка к длине базископического перышка в середине базального пера, показывающее форму пера, отношение длины пластинки вайи и к длине базального пера и отношение длины базального пера к длине 2-го пера. Значения квадрата Махаланобиса, показывающего расстояние между центроидами исследованных выборок, свидетельствуют о том, что уровень различий между подвидами *P. aquilinum* существенно выше, чем между подвидами *P. pinetorum*, но наиболее значительные отличия наблюдаются при сравнении подвидов *P. aquilinum* и *P. pinetorum* друг с другом (см. таблицу). Наиболее наглядно обособленность подвидов демонстрируют графики, показывающие области рассеивания объектов исследованных выборок, соответствующих подвидам. Выборки образуют на графиках отдельные хорошо обособленные облака, наиболее четко очерченные облака образуются при использовании всех признаков (рис. 3), но достаточно четкие облака образуются и при использовании признаков базального пера (рис. 4). При этом, как мы и ожидали, объекты выборок популяций subsp. sibiricum из 3 районов Сибири — западносибирской (sibiricum1), алтайской (sibiricum2) и саянской (sibiricum3) — образуют общее облако, что свидетельствует об их принадлежности к одному таксону, выборка pinetorum образует облако, наиболее близкое к общему облаку выборок sibiricum1—3. В целом, подвиды *P. aquilinum* более обособлены, чем подвиды *P. pinetorum*, из подвидов *P. aquilinum* наиболее близким к *P. pinetorum* оказался subsp. *fulvum*, вероятно, вследствие сходства формы и размеров вайи и ее частей. На графике, показывающем облака рассеивания объектов 7 исследованных выборок только по расчетным признакам (19—23), отражающим в основном форму вайи и базального пера, выборки образуют два облака, одно из которых формируют объекты выборок aquilinum, atlanticum и fulvum, другое — объекты выборок pinetorum и sibiricum1—3 (рис. 5), что, на наш взгляд, доказывает их принадлежность к 2 видам — *P. aquilinum* и *P. pinetorum* соответственно.

Основной вопрос, на который мы должны были получить ответ в результате нашего исследования — отличается ли орляк из Европейской России и Сибири, традиционно определяемый как *Pteridium aquilinum*, от такового в Европе и если да, то к какому виду его следует относить. Просмотр гербарных материалов и натурные сравнительно-морфологические исследования привели нас к тем же выводам, к которым пришли Н. Н. Цвелёв (2005) и ранее J. A. Thomson (2004): на территории Северной Евразии встречается 2 отчетливо различающихся таксона, соответствующих двум морфотипам — «aquilinum» и «latiusculum». По поводу ранга таксонов мы вполне согласны с Н. Н. Цвелёвым (2005) и признаем их за хорошо обособленные самостоятельные виды, однако считаем, что орляк, встречающийся на севере Западной Европы (Шотландия, Скандинавия), на большей части Европейской России и в Сибири принадлежит не к *P. latiusculum*, а к *P. pinetorum*. Основанием для такого вывода является следующее: наблюдения в природных популяциях Сибири и в locus classicus, сравнение типового образца *P. pinetorum* (E) с гербарными образцами орляка из Европейской России и Сибири показали их идентичность, за исклю-

Квадрат расстояния Махаланобиса для выборок *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum* по всем признакам (выше диагонали) и признакам, характеризующим базальное перо (ниже диагонали)

| Выборка | Квадрат расстояния Махаланобиса | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | aquilinum | atlanticum | fulvum | pinetorum | sibiricum1 | sibiricum2 | sibiricum3 |
| aquilinum | 0 | 80.7 | 158.5 | 212.1 | 223.0 | 243.8 | 195.5 |
| atlanticum | 56.80 | 0 | 59.2 | 120.4 | 156.3 | 171.6 | 132.3 |
| fulvum | 117.8 | 48.4 | 0 | 79.4 | 114.9 | 120.6 | 108.2 |
| pinetorum | 124.4 | 74.1 | 32.4 | 0 | 24.4 | 39.5 | 19.4 |
| sibiricum1 | 140.2 | 108.2 | 65.3 | 22.5 | 0 | 11.6 | 5.2 |
| sibiricum2 | 173.5 | 134.4 | 79.7 | 33.9 | 8.1 | 0 | 20.4 |
| sibiricum3 | 106.8 | 76.4 | 48.5 | 16.3 | 4.5 | 14.8 | 0 |

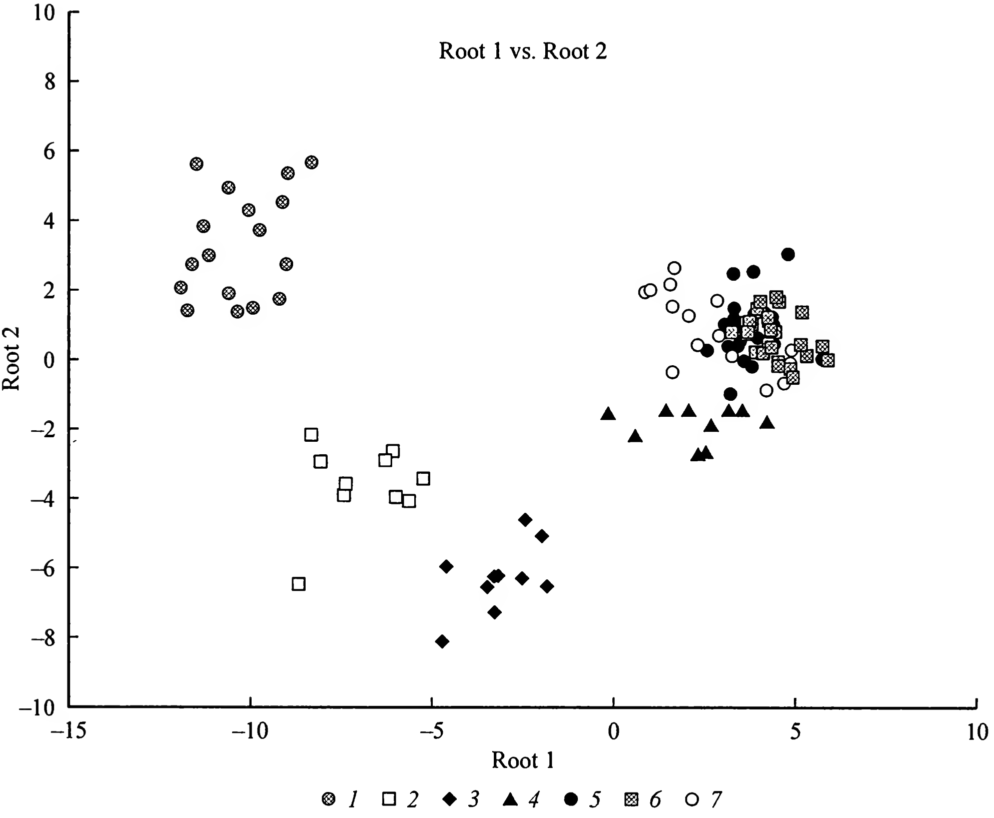


Рис. 3. Проекция объектов групп *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum* в осях канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа по всем морфологическим признакам (1—23). Здесь и на рис. 4, 5: *1* — aquilinum, *2* — atlanticum, *3* — fulvum, *4* — pinetorum, *5* — sibiricum1, *6* — sibiricum2, *7* — sibiricum3.

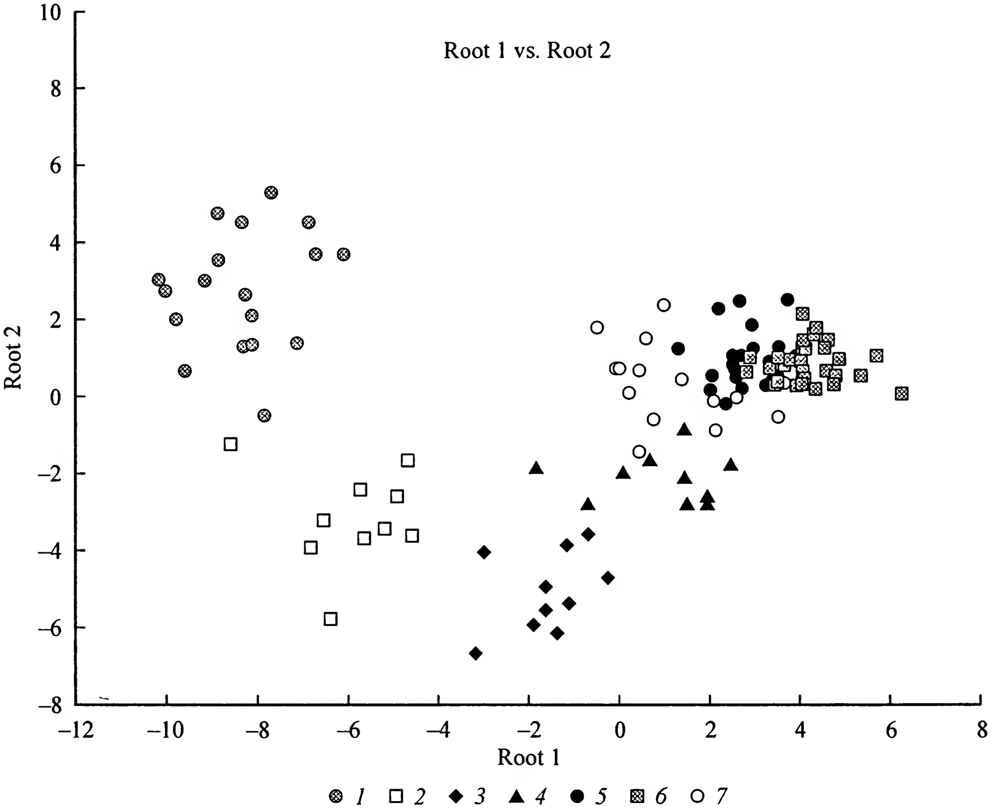


Рис. 4. Проекция объектов групп *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum* в осях канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа по признакам базального пера (3, 6—14, 17—18, 20—23).

чением некоторых признаков, позволяющих описать сибирский орляк в качестве отдельного подвида *sibiricum* (Гуреева, Пейдж, 2005); молекулярные данные свидетельствуют о том, что шотландские, скандинавские и российские [орляк с севера Европейской России — И. Г.] популяции более близки друг к другу, чем к американскому «*latiusculum*» (Speer, 2000); согласно данным изоэнзимного анализа, европейский орляк морфотипа «latiusculum» и североамериканский «*latiusculum*» нельзя интерпретировать как один таксон (Rumsey et al., 1991); согласно представлениям J. A. Thomson (2004), основанным на разнообразных методах молекулярных исследований, эпитет *latiusculum* должен принадлежать только североамериканским образцам.

Что касается внутривидовой систематики 2 видов орляка на территории Северной Евразии, наши исследования подтверждают наличие достаточно хорошо обособленных рас, которые мы признаем в ранге подвидов 2 видов — *P. aquilinum* (subsp. *aquilinum*, *atlanticum* и *fulvum*) и *P. aquilinum* (subsp. *pinetorum* и *sibiricum*). Исследования гербарных образцов позволили в целом очертить ареалы подвидов на территории Северной Евразии. Не имея достаточного материала по орляку с Дальнего Востока России, из Японии и Кореи, мы пока не беремся обсуждать *P. aquilinum* (L.) Kuhn subsp. *japonicum* (Nakai) Á. Löve et D. Löve, приводимый J. A. Thomson (2004) для этого региона.

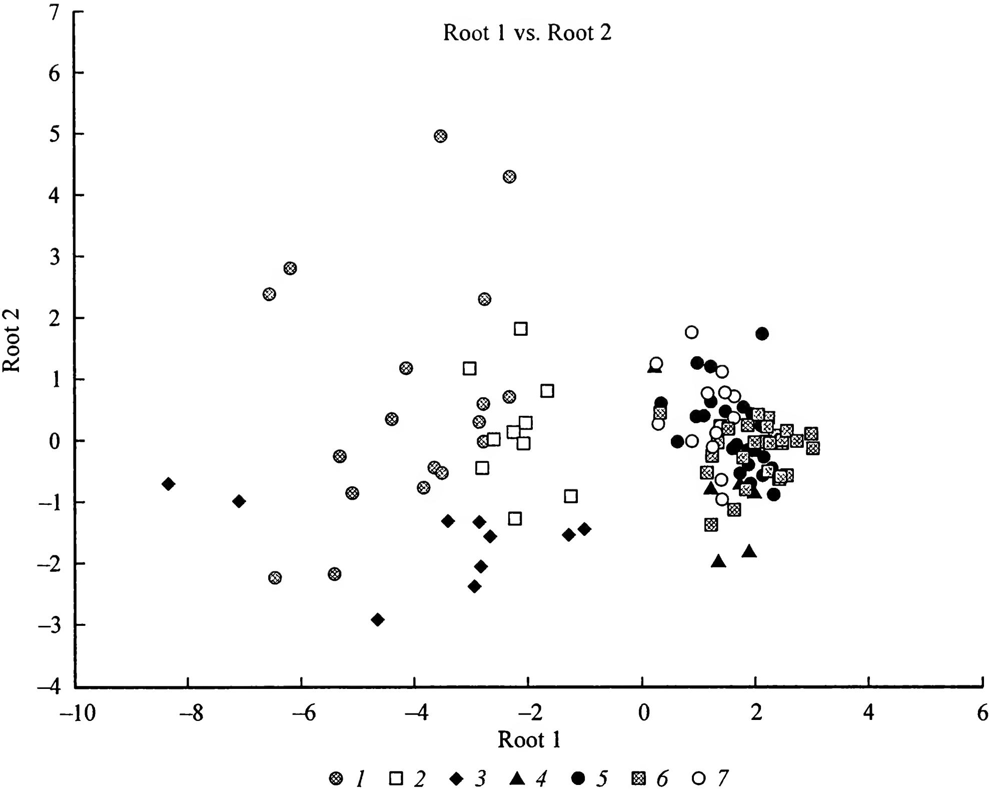


Рис. 5. Проекция объектов групп *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum* в осях канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа по расчетным признакам (19—23).

Ниже приводится система *Pteridium* на территории Северной Евразии, основные синонимы, морфологические признаки, сведения об экологии и ареалах таксонов.

## Род *PTERIDIUM* Gled. ex Scop.

1. *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn 1879, in Decken, Reisen in Ost-Afr., 3, 3 : 11. — Орляк обыкновенный.

Базионим — *Pteris aquilina* L. 1753, Sp. Pl.: 1075.

Лектотип: Hort. Cliff. № 473 *Pteris* 6 (Scheffield et al., 1989: 385); эпитип: «Hortus Cliffortianus 473 *Pteris* ? (BM000647565)» (Thomson, 2004).

Вайи до 250 см выс. и более, черешок прямостоячий, толстый, переходит в прямостоячий рахис, лишь слегка отклоняющийся назад от вертикального положения в местах отхождения перьев. Пластинка вайи в общем очертании продолговато-яйцевидная, трижды-чётырежды-перистая, книзу сужающаяся, верхушка вайи остается нераскрученной в течение всего вегетационного сезона, базальная пара перьев, как правило, засыхает к концу вегетационного сезона. Перья, особенно нижние, значительно расставлены друг от друга, располагаются ярусами одно над другим. Полностью развитые перья жесткой текстуры, кожистые или почти кожистые, снизу по рахиллам перышек и жилкам опушенные длинными белыми членистыми трихомами. Перья (сегменты 1-го порядка) в общем очертании длинно-треугольные, продолговато-треугольные или треугольные, у основания почти не суженные, на верхушке заостренные, базальные обычно у́же, короче и менее рассечены, чем перья второй пары. Перья третьей пары, как правило, по длине превышают базальные, но чаще всего бывают короче перьев второй пары. Развитые перья рассеченные, у основания дважды-трижды- у верхушки — простоперистые, заканчиваются короткой нерассеченной частью (конечный сегмент пера) до 7—10 мм дл. Перышки (сегменты 2-го порядка) в числе 20—30 на базальном пере, в очертании продолговатые, узкие, слабо сужающиеся к верхушке, сидячие или на едва заметных черешочках, отходят почти под прямым углом (80—90°) от рахиллы пера, конечный сегмент перышка короткий 3—12 мм. Свободный край ложного индузия, тянущегося по краям перышек, выгрызенно-неровный, реснитчатый.

Как вид распространен на значительных пространствах Европы — в Центральной и Южной Британии, Атлантической, Центральной и Южной Европе, на юге Восточной Европы, Кавказе.

1.1. *P. aquilinum* (L.) Kuhn subsp. *aquilinum* in Fl. Europ., ed 2, 1 : 16; Page, Mill, 1995b, in Bot. J. Scotl., 47, 2 : 234; Page, 1997, The Ferns of Britain and Ireland, ed. 2 : 349. — *P. aquilinum* (L.) Kunh var. *typicum*, Tryon, 1941, in Rhodora, 43, 505 : 15. — *P. aquilinum* (L.) Kuhn 1879, in Decken, Reisen in Ost-Afr., 3, 3 : 11; Фомин, 1934, во Флоре СССР, 1 : 83, p. p. — Орляк обыкновенный.

Тип: то же, что для вида.

Вайи до 250 см выс. и более (до 400 см), пластинка удлиненно-эллиптическая, почти четырежды-перистая с наибольшей рассеченностью в области 2—3 перьев, верхушка вайи остается не раскрученной до середины лета, перья в числе 17—20 пар, из них полностью раскрученных перьев 3—5 пар, базальные перья продолговато-треугольные, 35—65 см дл. и 15—35 см шир. (рис. 1, *1*), отставлены от второй пары перьев на 25—40 см, короче и у́же перьев второй и третьей пары, к концу сезона нередко засыхают. Перышки на базальном пере продолговатые, довольно узкие, в числе 20—30 пар, прикрепляются к рахилле пера под углом 85—90°, базальные обычно дважды рассеченные (рис. 2, *1*). Перышки 2-го порядка сидячие, сближенные. Пластинки полностью развитых перьев почти кожистые, сверху ярко-зеленые, блестящие, снизу — матовые, по рахиллам и жилкам перышек негусто опушенные белыми волосками. Улитки густо покрыты короткими белыми и длинными бурыми волосками.

Наиболее распространенный и агрессивный подвид; обычен на большей части Британии, в Атлантической, Центральной и Южной Европе; в России — преимущественно на Северном Кавказе. Толерантен к широкому диапазону климатических условий, предпочитает хорошо дренированные, кремнистые почвы с pH от 4.5 до 6.5, обитает на открытых или почти открытых местах в лесной области на равнинах и склонах холмов, где образует обильные колонии вай, поднимается на возвышенности, заходит в верещатники. Развивается также на бедных почвах, кроме того, под его зарослями почвы обедняются и закисляются благодаря обильному, плохо разлагающемуся опаду вай. В Британии является агрессивным сорняком, доставляющим проблему человеку в его хозяйственной деятельности (Page, 1997). Заросли труднопроходимы из-за спутанных вай.

1.2. *P. aquilinum* (L.) Kuhn subsp. *atlanticum* C. N. Page, 1989, in Watsonia, 17 : 431; Page, Mill, 1995b, in Bot. J. Scotl., 47, 2 : 235; Page, 1997, The Ferns of Britain and Ireland, ed. 2 : 349. — Орляк атлантический (рис. 6).

Тип: Scotland: north-east Arran, Clyde Isles (v. c. 100), between the Cock of Arran and Laggan, G. R. NR 937511, c. 15 m alt., on Carboniferous limestone, 4 June 1987, C. N. Page 29020 (голотип — E, изотипы — ABD, GL, PTH).

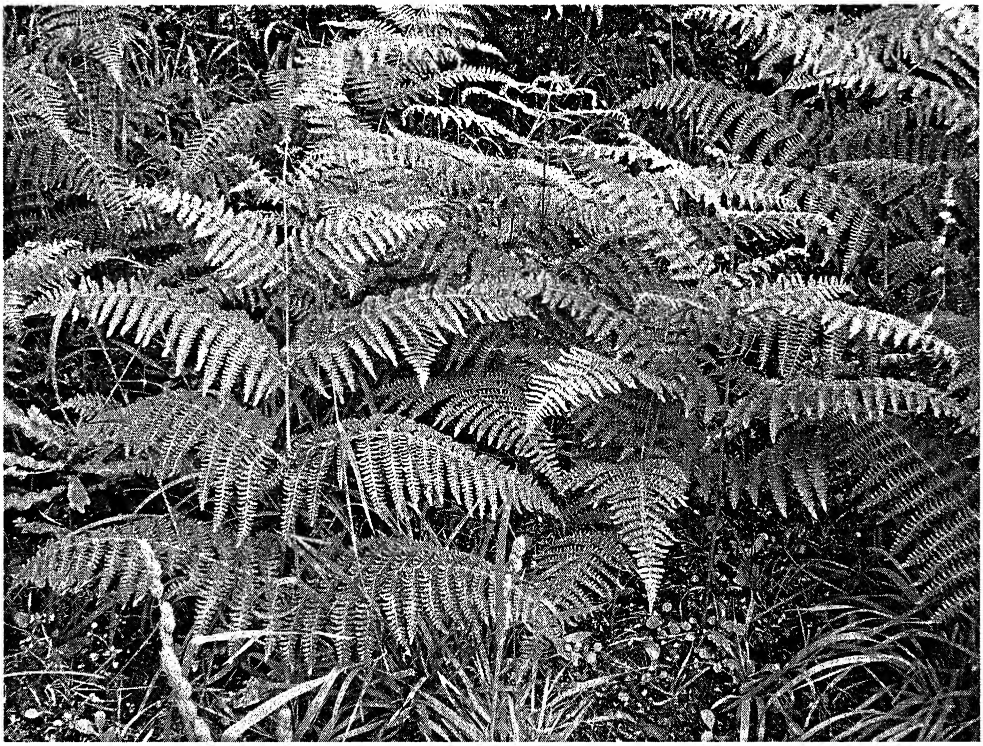


Рис. 6. *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn subsp. *atlanticum* C. N. Page на Мадейре.
Фото C. N. Page.

Вайи до 150 см выс., пластинка удлиненно-эллиптическая, трижды-перистая, верхушка вайи остается не раскрученной в течение всего вегетационного сезона, перья в числе 17—20 пар, из них полностью раскрученных 4—5 пар, базальные перья длинно-треугольные, 25—45 см дл. и 10—20 см шир. (рис. 1, *2*), отставлены от второй пары перьев на 20—32 см, короче и у́же перьев второй и третьей пары, засыхают во второй половине лета, в то время как верхушка вайи остается не раскрученной. Перышки на базальном пере продолговатые, узкие, в числе 25—32 пар, прикрепляются к рахилле пера под углом 80—90°, обычно просто перистые (рис. 2, *2*). Перышки 2-го порядка сидячие, узкие, сближенные, цельные с параллельными сильно завернутыми краями. Пластинки полностью развитых перьев кожистые, жесткие, сверху темно-зеленые, блестящие, снизу — матовые, по рахиллам и жилкам перышек густо опушенные белыми волосками. Улитки густо покрыты белыми волосками.

Согласно имеющимся сведениям о распространении, подвид является атлантическим элементом флоры Западной Европы, встречается преимущественно на Британских островах, Пиренейском п-ове, на юге доходит до западного побережья Африки. В пределах всего ареала встречается спорадически преимущественно в мягком океаническом климате. Популяции приурочены главным образом к выходам известняков, особенно каменноугольных, и другим основным почвам, что необычно для орляка. Эти отличия в эдафических предпочтениях позволяют подвиду сохраняться в окружении более агрессивного и мощного subsp. *aquilinum* (Page, 1997).

По-видимому, к этому подвиду близок крымско-кавказский таксон, описанный в свое время как *Allosorus tauricus* C. Presl, впоследствии приводимый как *Pteridium tauricum* (Presl) V. Kreczetovicz (Гроссгейм, 1939). Н. Н. Цвелёв (2005) не признает этот таксон как самостоятельный, включая его в синонимы *P. aquilinum* (L.) Kuhn. На наш взгляд, этот орляк несомненно принадлежит к комплексу «aquilinum». По признакам и экологии он наиболее близок к *P. aquilinum* subsp. *atlanticum*, с которым его сближают «ярко-зеленая, кожистая, обычно трояко-перистая, снизу более или менее густо покрыта[я] мягкими, шелковистыми, спутанными рыжеватыми волосками» пластинка вайи (Гроссгейм, 1939: 35) и приуроченность к «низменностям и ни́жнему горному поясу до 400—500 м». Из виденных нами экземпляров орляка, хранящихся в Гербарии ГБС РАН, определенных как *P. tauricum*, наиболее соответствуют этому таксону образцы из Аджарии и Абхазии (Аджария, Кобулетский р-н, окрестности пос. Аламбери, 18 VIII 1964, Патарая Л. М.; Абхазия, Гагрский р-н, Леселидзе, роща пицундской сосны над поселком (отроги Гагринского хребта), 10 VIII 1968, В. В. Макаров). Как нам кажется, этот таксон может быть принят как подвид **P. aquilinum (L.) Kuhn subsp. tauricum (C. Presl) Gureeva et C. N. Page comb. nov.**

1.3. *P. aquilinum* (L.) Kuhn subsp. *fulvum* C. N. Page, 1995a, in Page, Mill, Bot. J. Scotl. 47. 1 : 139; Page, Mill, 1995b, in Bot. J. Scotl., 47, 2 : 236; Page, 1997, The Ferns of Britain and Ireland, ed. 2 : 356. — Орляк буро-желтый (назван так по цвету черешка и рахиса), пертширский.

Тип: Scotland, Perthshire, steep east-facing banks of River Tummel 3 km N of Pitlochry, overlooking Loch Fascally 500 m S of Clunie Power Station, on shallow rocky soil, G. R. NN 915592, 140 m, 17 August 1989, C. N. Page 27053, H. M. McHaffie (голотип — E).

Вайи до 100 см выс., пластинка треугольно-яйцевидная или удлиненно-треугольная, четырежды-перистая, вайи разворачиваются полностью к середине вегетационного сезона, перья в числе 10—15 пар, сближенные, из них наиболее развиты 3—6 пар нижних перьев, базальные перья треугольные, 20—35 см дл. и 15—22 см шир. (рис. 1, *3*), отставлены от второй пары перьев на 10—20 см, короче и у́же перьев второй и третьей пары. Перышки на базальном пере продолговатые, в числе 19—26 пар, прикрепляются к рахилле пера под углом 80—90°, базальные на 2—3-й паре перьев дважды рассеченные (рис. 2, *3*). Перышки второго порядка сидячие, сближенные. Пластинки перьев кожистые, очень жесткие, сверху темно-зеленые, блестящие, снизу — матовые, светлые, по рахиллам и жилкам перышек густо опушенные белыми и бурыми волосками.

Этот подвид известен из относительно небольшого числа разрозненных местообитаний в Британии. Растет по окраинам березовых, березово-дубовых и смешанных широколиственных лесов в Центральной Шотландии, в последнее время обнаружены популяции в Корнуолле. Колонии вай развиваются на относительно богатых почвах. Вероятно, является Британским эндемиком (Page, 1997).

2. *P. pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill, 1995a, Bot. J. Scotl., 47, 1 : 140; Page, Mill, 1995b, in Bot. J. Scotl., 47, 2 : 239; Page, 1997, The Ferns of Britain and Ireland, ed. 2 : 363. — *P. aquilinum* (L.) Kuhn subsp. *latiusculum* (Desv.) C. N. Page, 1989, in Watsonia, 17, 4 : 429, p. p. excl. typ. — *P. aquilinum* (L.) Kuhn var. *latiusculum* auct. non (Desv.) Underw. ex Heller: Tryon, 1941, in Rhodora, 43 : 41, p. p., excl. typ. — Орляк сосняковый.

Тип: Scotland, E Inverness-shire, Rothiemurchus Forest near Loch an Eilein, G. R. NH 896092, 4 June 1983, C. N. Page 17049 (голотип — E, изотипы — ABD, GL, PTH).

Вайи 80—130 и более см выс., черешок прямостоячий, не толстый, рахис в месте отхождения базальной пары и 2-й пар перьев отклонен под углом 35—45° от направления роста черешка и рахиса, отчего дугообразно назад изогнут. Вайи раскручиваются полностью за 2—3 недели от начала отрастания. Пластинка вайи в общем очертании широко-треугольная или яйцевидно-треугольная, четырежды-перистая, с наибольшей шириной внизу, базальные перья наиболее крупные, почти равные по величине остальной части пластинки, отчего она выглядит трехраздельной. Перья не расставлены друг от друга, находятся в одной плоскости. Пластинки вай травянистые, жестковатые, сверху и снизу зеленые, матовые, снизу по рахиллам перышек и жилкам с редкими длинными белыми и буроватыми членистыми трихомами или почти голые. Перья (сегменты 1-го порядка) в общем очертании яйцевидно-треугольные, наиболее широкие у основания, на верхушке заостренные. Перья каждой следующей пары, начиная с базальных, короче и у́же предыдущих. Базальные перья рассеченные, у основания дважды-трижды- у верхушки — просто-перистые, заканчиваются нерассеченной частью (конечный сегмент пера) до 8—25(30) мм дл. Перышки (сегменты 2-го порядка) в очертании удлиненно-ланцетные или удлиненно-яйцевидные, довольно широкие, к верхушке значительно сужающиеся, на явственных черешочках до 25 мм дл., косо отходящие (под углом 50—55°) от рахиллы пера, конечный сегмент перышка до 30 мм дл. Свободный край ложного индузия, тянущегося по краям перышек, с редкими ресничками.

Как вид занимает значительные территории в пределах Северной Евразии — Шотландия, Скандинавия, на юг — до Германии и Польши, бо́льшая часть России, включая Сибирь.

2.1. *P. pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill subsp. *pinetorum*, 1995b, Bot. J. Scotl., 47, 2 : 243; Page, 1997, The Ferns of Britain and Ireland, ed. 2 : 364. — *P. aquilinum* (L.) Kuhn subsp. *latiusculum* (Desv.) C. N. Page, 1989, in Watsonia, 17, 4 : 429, p. p. excl. typ. —*p. latiusculum* auct. non (Desv.) Hieron. ex Fries: Цвелёв, 2005, в Бот. журн. 90, 6 : 895, p. p. — Орляк сосняковый (рис. 7).

Тип: то же, что для вида.

Вайи 80—100 см выс., пластинка широко-треугольная или яйцевидно-треугольная, перья в числе 18—23 пар, базальные перья яйцевидно-треугольные, 30—45 см дл. и 25—30 см шир. (рис. 1, *4*), отставлены от второй пары перьев на 10—16 см, крупнее всех последующих перьев. Перышки на базальном пере в числе 18—22 пар, расставленные, на черешочках до 20 мм. прикрепляются к рахилле пера под углом 50—55°, базальные — продолговато-треугольные, на 1—3-й паре перьев дважды рассеченные (рис. 2, *4*). Перышки 2-го порядка на базальных перышках в числе 18—22 пар, рассечены до средней жилки, сегменты последнего порядка расставлены. Конечный сегмент пера 8—15 мм, перышка — 7—12 мм. Пластинки перьев травянистые жестковатые, сверху и снизу зеленые матовые, светлые, по жилкам перышек довольно густо опушены белыми волосками. Улитки опушены белыми и более густо — бурыми волосками.

Обитает в Шотландии, в континентальной Европе — в Скандинавии, на юг — до Польши и Германии. Растет в разреженных сосновых лесах, по их окраинам, на холодных, в основном, влажных кислых почвах, иногда песчаных (Page, 1997).

2.2. *P. pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill subsp. *sibiricum* Gureeva et C. N. Page, 2005, в Сист. зам. по матер. Герб. им. П. Н. Крылова, 95 : 22. — *P. aquilinum* (L.) Kuhn var. *latiusculum* auct. non (Desv.) Underw. ex Heller: Tryon, 1941, in Rhodora,

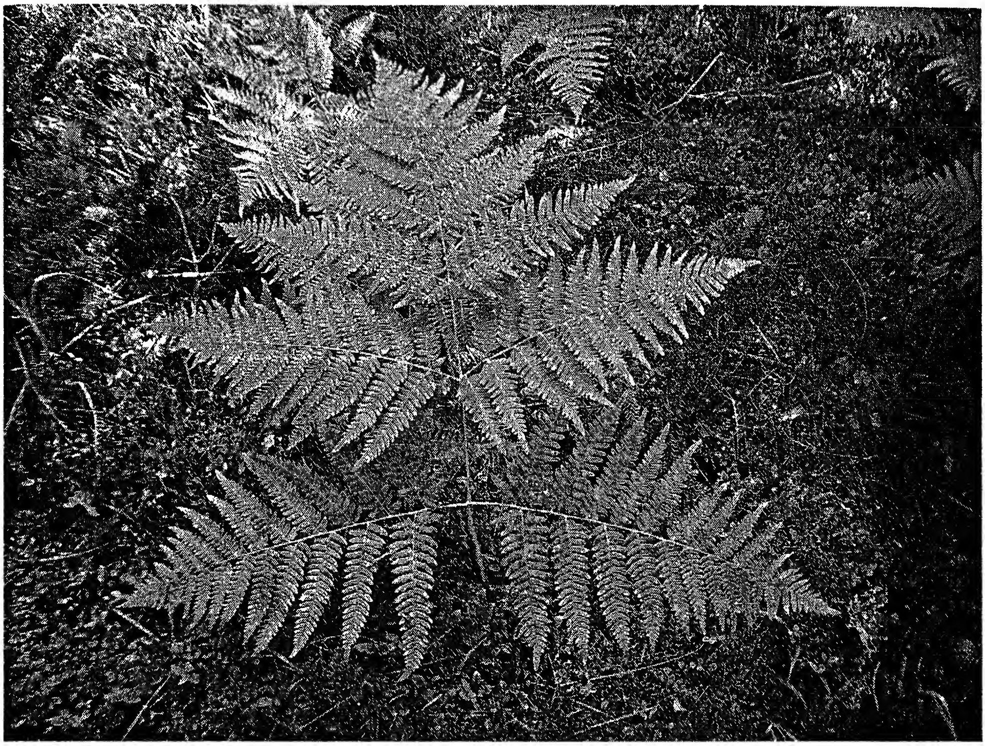


Рис. 7. *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill. subsp. *pinetorum* в сосновом лесу в Шотландии (locus classicus).

Фото И. И. Гуреевой.

43, 505 : 41, p. p. — *P. aquilinum* auct. non (L.) Kuhn: Фомин, 1934, во Фл. СССР, 1 : 83; Крылов, 1927, во Фл. Зап. Сиб., 1 : 37; Красноборов, 1988, во Фл. Сиб., 1 : 73; Шмаков, 1999, Опред. папор. России: 34; Гуреева, 2001, Равносп. папор. Юж. Сиб.: 17; Шмаков, 2005, во Флоре Алтая, 1 : 177. — *P. latiusculum* auct. non (Desv.) Hieron. ex Fries: Цвелёв, 2005, в Бот. журн. 90, 6 : 895, p. p. — Орляк сибирский (рис. 8).

Тип: Окрестности г. Новосибирска, сосновый лес с орляковым покровом. 19 VIII 2004. И. И. Гуреева (голотип, паратип — TK).

Вайи 100—130 см выс. и более, пластинка яйцевидно-треугольная, перья в числе 15—22 пар, базальные перья яйцевидно-треугольные, крупнее всех следующих, 30—50 см дл. и 25—40 см шир. (рис. 1, *5*), отставлены от второй пары перьев на 10—20 см. Перышки на базальном пере в числе 15—22 пар, расставленные, на черешочках до 25 мм, прикрепляются к рахилле пера под углом 50—55°, базальные продолговато-яйцевидные, широкие, на 1—3-й паре перьев дважды рассеченные (рис. 2, *5*). Перышки 2-го порядка на базальных перышках в числе 18—22 пар, рассечены до средней жилки, сегменты последнего порядка расставлены. Конечный сегмент пера 15—30 мм, перышка — (10)15—25(30) мм. Пластинки перьев травянистые, жестковатые, сверху и снизу зеленые, матовые, светлые, голые или по жилкам перышек с редкими белыми волосками.

Ареал этого подвида охватывает Сибирь, преимущественно южнее 60° с. ш., и север Европейской России. Растет в светлых сосновых, мелколиственных и разре-

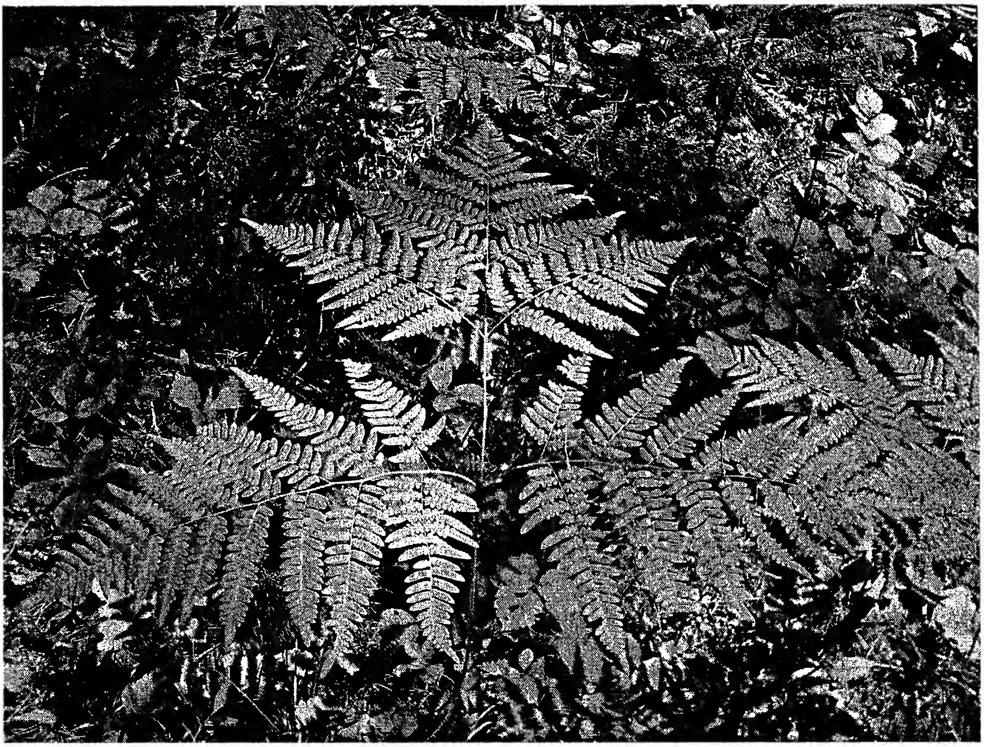


Рис. 8. *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill. subsp. *sibiricum* Gureeva et C. N. Page в сосновом бору в окрестностях г. Томск.

Фото И. И. Гуреевой.

женных смешанных лесах, на открытых пространствах — лесных лугах, гарях, вырубках, открытых склонах на кислых серых, темно-серых лесных и дерново-подзолистых почвах.

## Благодарности

Авторы благодарят кураторов Гербариев Великобритании (K, BM, E), Австрии (W, WU) и России (LE, MW, TK, MHA, NS, NSK, ALTB) за предоставленную возможность работать с гербарными материалами. Авторы признательны библиотекарю и архивисту Линнеевского общества (г. Лондон) Gina Douglas за возможность просмотра старых книг и гербарной коллекции К. Линнея и куратору криптогамного отдела Гербария Музея Естественной истории (BM, г. Лондон) Alison Paul за возможность ознакомиться с исторической коллекцией Hortus Cliffortianus. И. И. Гуреева благодарит соавтора C. N. Page за проведение совместных исследований в популяциях орляка на территории Корнуолла и Шотландии (Великобритания), в том числе и в locus classicus *Pteridium pinetorum*.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-05-64266).

Работа в Гербариях Великобритании осуществлена при поддержке инновационно-образовательной программы, выполняемой в Томском государственном университете.

*Гроссгейм А. А.* Сем. 1. *Polypodiaceae* R. Br. — Папоротниковые // Флора Кавказа. Баку, 1939. Т. 1. С. 5—43.

*Гуреева И. И.* Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск, 2001. 158 с.

*Гуреева И. И., Пейдж К. Н.* К вопросу о систематическом положении орляка в Сибири // Сист. зам. по мат. Гербария им. П. Н. Крылова при Томск. гос. ун-те. Томск, 2005. № 95. С. 18—26.

*Ершова Э. А.* Роль папоротника-орляка в лесных и луговых фитоценозах правобережья Енисея // Растительность правобережья Енисея. Новосибирск, 1971. С. 337—355.

*Ершова Э. А.* Интеграция папоротника-орляка в Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1977. 28 с.

*Красноборов И. М.* Семейство *Hypolepidaceae* // Флора Сибири: *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae*. Новосибирск, 1988. С. 73—74.

*Крылов П. Н.* Класс *Filicales* // Флора Западной Сибири. Томск, 1927. Т. 1. С. 1—48.

*Пересторонина О. Н.* Экологическая морфология и таксономия *Pteridium* Gled. ex Scop. Европейской России и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1999. 16 с.

*Пересторонина О. Н.* К систематике рода *Pteridium* Gled. ex Scop. // Ботанические исследования в Азиатской России: Матер. XI съезда Русского ботан. о-ва (18—22 августа 2003 г., Новосибирск—Барнаул). Барнаул, 2003. Т. 1. С. 275—276.

*Фомин А. В.* Папоротникообразные // Флора Сибири и Дальнего Востока. Л., 1930. Вып. 5. С. 1—218.

*Фомин А. В.* Класс *Filicales* // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 18—100.

*Цвелёв Н. Н.* Род орляк (*Pteridium*, *Hypolepidaceae*) в Восточной Европе и Северной Азии // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 6. С. 891—896.

*Шмаков А. И.* Определитель папоротников России. Барнаул, 1999. 108 с.

*Шмаков А. И.* Сем. 6. *Hypolepidaceae* — Подчешуйниковые // Флора Алтая. Барнаул, 2005. Т. 1. С. 176—178.

*Шорина Н. И., Пересторонина О. Н.* Внутривидовая таксономия *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn Европейской России в связи с его расселением в постледниковое время // X Московское совещание по филогении растений. Материалы. М., 1999. С. 196—198.

*Ching R.-C.* On the natural classification of the family «*Polypodiaceae*» // Sunnyatsenia. 1940. Vol. 5. P. 201—268.

*Copeland E. B.* Genera filicum, the genera of ferns. New York, 1947. 247 p.

*Ershova E.* Bracken (*Pteridium aquilinum*) in Siberia // Bracken fern: toxicity, biology and control. Contributions to an International conference / J. A. Taylor, R. T. Smith (eds). Bracken'99. IV International bracken conference, University of Manchester, 20—23 July 1999. Aberystwyth, 2000. P. 52—53.

*Fuchsio L.* De Historia Stirpium Commentarii Insignes. Basileae:Officina Isingriniana, Anno Christi. 1542. 896 p.

*Linnaei C.* Hortus cliffortianus. Amstelaedaemi: Verlag von J. Cramer, 1737. 502 p.

*Linnaei C.* Cryptogamia Filices // Species plantarum. Ed. 1. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753. T. II. P. 1061—1099.

*Page C. N.* Taxonomy and phytography of bracken — a review // Bot. J. Linn. Soc., 1976. Vol. 73. P. 1—34.

*Page C. N.* Three subspecies of bracken, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, in Britain // Watsonia, 1989. Vol. 17. P. 429—434.

*Page C. N.* Taxonomic evaluation of the fern genus *Pteridium* and its active evolutionary state // Bracken Biology and Management / Thomson J. A., Smith R. T. (eds). Canberra, 1990. P. 24—34.

*Page C. N.* The ferns of Britain and Ireland. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 540 p.

*Page C. N., Mill R. R.* Scottish bracken (*Pteridium*): new taxa and a new combination // Bot. J. Scotland, 1995a. Vol. 47. P. 139—140.

*Page C. N., Mill R. R.* The taxa of Scottish bracken in a European perspective // Bot. J. Scotland, 1995b. Vol. 47. P. 229—247.

*Rumsey F. J., Sheffield E., Haufler C. H.* A reassessment of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn in Britain // Watsonia, 1991. Vol. 18. P. 297—301.

*Sheffield E., Wolf P. G., Haufler C. H., Ranker T., Jermy A. C.* A re-evoluation of plants referred to as *Pteridium heredíae* // Bot. J. Linn. Soc., 1989. Vol. 99. P. 377—386.

*Shorina N. I., Perestoronina O. N.* Taxonomic studies of Russian bracken. 1: Taxonomy of *Pteridium* in territories of European Russia, Crimea and Caucasus // Bracken fern: toxicity, biology and control. Contributions to an International conference / J. A. Taylor, R. T. Smith (eds). Bracken'99. IV International bracken conference, University of Manchester, 20—23 July 1999. Aberystwyth, 2000. P. 48—51.

*Speer W. D.* A systematic assessment of British and North American *Pteridium* using cpDNA gene sequences // Bracken fern: toxicity, biology and control. Contributions to an International conference / J. A. Taylor, R. T. Smith (eds). Bracken'99. IV International bracken conference, University of Manchester, 20—23 July 1999. Aberystwyth, 2000. P. 37—42.

*Speer W. D., Sheffield E., Wolf P. G.* Relationships between two intraspecific taxa of *Pteridium aquilinum* (*Dennstaedtiaceae*) // Botany Plants and People. Albuquerque, 2002. P. 87.

*Tardeu-Blot M.-L. Pteridium* // Flore du Cameroun. 3. Pteridophytes. Paris: Museum National d'Histoire Naturelle, 1964. P. 96—97.

*Thomson J. A.* Morphological and genomic diversity in the *Pteridium* (*Dennstaedtiaceae*) // Ann. of Bot. 2000. Vol. 85. P. 77—99.

*Thomson J. A.* Towards a taxonomic revision of *Pteridium* (*Dennstaedtiaceae*) // Telopea. 2004. Vol. 10. N 4. P. 793—803.

*Thomson J. A., Weston P. H., Tan M. K.* A molecular approach to tracing major lineages in *Pteridium* // Bracken: An environmental Issue / R. T. Smith, J. A. Taylor (eds). Aberystwyth, 1995. P. 21—28.

*Tryon R. M.* A revision of the genus *Pteridium* // Rhodora. 1941. Vol. 43. N 505. P. 1—70.

## SUMMARY

The taxonomy and distribution of *Pteridium* within the North Eurasia is discussed. It is concluded that at least two species of *Pteridium* — true *P. aquilinum* (L.) Kuhn and *P. pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill. are present. Of these *P. aquilinum* is restricted mainly to the western end of this territory, *P. pinetorum* is dominant throughout Scandinavia, southward to Germany and Poland, eastward — throughout much of Russia. Within *P. aquilinum* we recognize in this territory at least three morphological distinctive races of subspecific rank — *P. aquilinum* (L.) Kuhn subsp. *aquilinum*, *P. aquilinum* (L.) Kuhn subsp. *atlanticum* C. N. Page and *P. aquilinum* (L.) Kuhn subsp. *fulvum* C. N. Page, within *P. pinetorum* we recognise two slightly distinctive races — *P. pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill subsp. *pinetorum* and *P. pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill subsp. *sibiricum* Gureeva et C. N. Page.

УДК 561.43 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 6

© А. И. Киричкова

# ПОЗДНЕТРИАСОВЫЙ *LEPIDOPTERIS OTTONIS* (*PTERIDOSPERMAE*, *CYCADOFILICALES*) И ЕГО ТИПИФИКАЦИЯ

## A. I. KIRITCHKOVA. THE UPPER TRIASSIC *LEPIDOPTERIS OTTONIS* (*PTERIDOSPERMAE*, *CYCADOFILICALES*) AND ITS TYPIFICATION

Всероссийский нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт (ВНИГРИ)
Санкт-Петербург, Литейный пр., 39
Поступила 19.09.2007

Приведены результаты исследований по уточнению видовой характеристики и типификации широко распространенного во флорах позднего триаса Евразии и характерного для того времени вида *Lepidopteris ottonis*. Остатки листьев этого рода впервые были найдены в отложениях верхнего триаса Южной Германии. Образцы типового вида рода — *L. stuttgartiensis* из отложений среднего кейпера (верхний карний) окрестностей г. Штуттгарта, типовой экземпляр вида *L. ottonis* из верхнего кейпера (рэт) — нижней юры Франконии и типовой экземпляр из рэта Силезии (Западная Польша) не имеют эпидермальной характеристики. Переданные K.-P. Kelber в наше распоряжение остатки листьев *Lepidopteris* из рэтских отложений Франконии (окрестности горы Кобург, Южная Германия) впервые сделали возможным изучить эпидермальную характеристику листьев *L. ottonis* по образцам, происходящим из типового местонахождения.

Ключевые слова: Южная Германия, стратоместность, верхний триас, рэт, голотип, типовые образцы, эпидермальные признаки.

Род *Lepidopteris* во флорах триаса и первой половины ранней юры имел широкое распространение, особенно в пределах северного полушария. В верхнетриасовых отложениях Евразии наибольшее распространение получил *L. ottonis* (Goepp.) Schimp. Этот таксон стал видом-индексом для одноименных слоев, выделенных в верхнетриасовых (рэтских) отложениях Гренландии (Harris, 1926, 1932, 1937), Швеции (Antevs, 1914; Nathorst, 1878, 1886; Lundblad, 1949, 1950), Польши (Raciborski, 1891; Orlowska-Zwolinska, 1983; Piwocki, 1970; Barbacka, 1991), Южного Приморья России (Добрускина, 1980). Остатки дважды или трижды перистых листьев *L. ottonis* с комковатыми или покрытыми чешуйками рахисами известны из многих местонахождений отмеченных выше территорий, где были изучены и описаны их морфология и эпидермальное строение. Кроме того, были изучены фруктификации, найденные во многих местонахождениях совместно с остатками листьев и представленные в виде купул рода *Peltaspermum* и предположительных микростробилов рода *Antevsia* (Harris, 1937, 1964; Townrow, 1956, 1960; Barbacka, 1991; Храмова, 1977; Добрускина, 1969, 1982; Могучева, 1980).

Однако при обработке остатков листьев рода *Lepidopteris*, любезно переданных нам K.-P. Kelber и происходящих из рэтских отложений стратоместности Южной Германии — окрестностей горы Кобург, выяснилось, что типовой экземпляр *Lepidopteris* (*Pecopteris*) *ottonis* (Goepp.) Schimp. из рэтских отложений Силезии (Западная Польша) и экземпляр голотипа рода — *L.* (*Aspidioides*) *stuttgartiensis* (Jaeger) Schimp. не имеют эпидермальной характеристики. Возник вопрос: какие признаки, морфологические и эпидермальные, характерны для типовых листьев типа вида *Lepidopteris ottonis*? Повторяются ли они на экземплярах листьев, происходящих из рэтских отложений Гренландии, Польши, Швеции и относимых вышеупомянутыми авторами к этому же виду?

## К истории изучения рода *Lepidopteris*

Остатки листьев *Lepidopteris* впервые были описаны G. F. Jaeger в 1827 г. как Aspidioides stuttgartiensis Jaeger. Отпечатки растений происходили из среднекейперских отложений формации Штуттгарт (песчаники Schilfsandstein) окрестностей г. Штуттгарт, Южная Германия. Позднее A. Brongniart перевел эти остатки листьев в род Pecopteris и описал как *P.* (*Aspidioides*) *stuttgartiensis* Brongn. (Brongniart, 1835 : 364, табл. 130, фиг. 1). В 1836 г. H. Goeppert (1836) аналогичные остатки листьев, но из рэтских отложений Силезии, окрестности городов Вильмсдорф и Людвигсдорф (западная территория современной Польши), отнес к роду *Alethopteris* и выделил их в новый вид — *A. ottonis* (Goeppert, 1836 : табл. XXXVII, фиг. 3, 4). В 1844 г. этот же автор перевел их в род *Pecopteris*, сохранив то же видовое название — *P. ottonis* Goepp. (Goeppert, 1844 : 144, табл. I, фиг. 4—10). Но первые более полные для того времени описания таких же перистых остатков листьев с явно выраженной чешуйчатостью на стержнях из кейперских (рэтских) и нижнеюрских отложений Франконии окрестностей горы Кобург (Южная Германия, более 200 км северо-восточнее г. Штуттгарта) приведены в работах A. Schenk (1864, 1867). Остатки перистых листьев с мелкими перышками и рахисами, покрытыми чешуйками, в 1864 г. Schenk отнес к роду *Asplenites*, включив в этот же род и подобные остатки листьев, ранее описанные Goeppert как *Alethopteris ottonis*, а позднее — как *Pecopteris ottonis* (Goeppert, 1836, 1844). При этом Schenk сохранил видовое название и описал их как *Asplenites ottonis* (Goepp.) Schenk. В работе 1867 г. Schenk на табл. XI, фиг. 1 изобразил довольно крупный перистый лист с мелкими перышками и комковатыми рахисами перьев последнего порядка; на табл. XIV, фиг. 4, 5 приведены рисунки нескольких клеток эпидермы с одним (фиг. 4) устьицем (Schenk, 1867 : 53). Автор считал, что строение эпидермы изучаемых им остатков соответствует таковому настоящих папоротников. Это и послужило для него основанием отнести их к настоящим папоротникам — к роду *Asplenites*. Schenk отмечал, что морфология описываемых им листьев из разреза горы Кобург сходна с таковой листьев из Силезии, ранее изученных Goeppert (1836, 1844). Некоторые различия наблюдаются лишь в строении эпидермы — в форме основных клеток эпидермы и в том, что «...у листьев из Силезии не явно выражены отличия клеток, окружающих устьица» (Schenk, 1867 : 55). Что касается листьев *Pecopteris stuttgartiensis* (Jaeger) Brongn. (Brongniart, 1835), впервые описанных Jaeger в 1827 г. как *Aspidioides stuttgartiensis* Jaeger, то Schenk не счел возможным отнести их к *Asplenites ottonis* (Brongn.) Schenk, поскольку, несмотря на морфологическое сходство листьев обоих видов, листья *Pecopteris stuttgartiensis* (Jaeger) Brongn. имеют более гладкие стержни, а перышки последнего порядка значительно крупнее и иной формы.

В 1869 г. W. Schimper остатки перистых листьев с наличием чешуйчатости на стержнях, а местами и на перышках, и известных из рэтских отложений Германии выделил в особый род — *Lepidopteris*. В качестве типового вида Schimper указал *L.* (*Aspidioides*) *stuttgartiensis* (Jaeger) Schimp. Кроме типового в состав рода он ввел *L.* (*Pecopteris*) *ottonis* (Goepp.) Schimp. и два еще выделенных им новых рода — *L. rigida* Schimp. и *L. kurrii* Schimp. Однако остатки листьев последних двух видов происходили из того же местонахождения, что и типовой вид — из кейперских (карнийских) отложений окрестностей г. Штуттгарта. Позднее T. Harris (1932) при просмотре типовой коллекции из этого местонахождения пришел к выводу, что остатки листьев, выделенные Schimper в новые виды и хранящиеся совместно с остатками листьев *L. stuttgartiensis* в той же коробке, принадлежат, по всей вероятности, последнему.

Вслед за Schimper остатки перистых листьев с наличием чешуйчатости на стержнях, а местами и на перышках, были описаны как *L. ottonis* из рэтских отложений Швеции (Nathorst, 1878, 1886; Antevs, 1914, 1919; Johansson, 1922; Lundblad, 1949, 1950), Польши (Roemer, 1866; Raciborski, 1891; Piwocki, 1970). Описание остатков этих листьев у некоторых авторов (Antevs, 1914, 1919; Johansson, 1922) сопровождалось общими краткими сведениями об эпидермальном строении перышек и, к сожалению, не очень четкими фотографиями.

Наиболее полное описание остатков перистых листьев с чешуйчатыми стержнями было дано T. Harris (1926, 1932), но на материале в основном из рэтских отложений Гренландии. Harris, кроме гренландского материала, изучил шведские образцы с остатками листьев *Lepidopteris* из коллекции E. Antevs (1914). Проведя сравнение эпидермального строения шведских и гренландских листьев, Harris пришел к выводу, что они принадлежат одному виду и отнес их к *L. ottonis*, несмотря на то что эпидермальное строение типовых листьев *L. ottonis* из рэтских отложений Силезии (Западная Польша) (Goeppert, 1836, 1844) и Южной Германии (гора Кобург) (Schenk, 1867) оставалось не изученным. Что касается листьев типового вида рода *Lepidopteris* — *L. stuttgartiensis*, то Harris также не счел возможным объединить их с *L. ottonis*, поскольку, как отмечал автор (Harris, 1932), они отличаются более крупными размерами и почти гладкими стеблями, а эпидермальное их строение осталось неизвестным.

В 1953 г. K. Mägdefrau по единственной находке перистого листа из рэтских отложений семионотового песчаника (формация Штуттгарт) окрестностей г. Хасcфурт-на-Майне, около 100 км юго-западнее горы Кобург, описал новый вид *Lepidopteris* — *L. brevipinnata* Magd., но, к сожалению, без эпидермальной характеристики, а по морфологии более напоминающий листья *L. stuttgartiensis*.

В 1991 г. M. Barbacka были просмотрены коллекционные образцы с остатками перистых листьев *Lepidopteris*, хранящиеся в Геологическом Департаменте Университета Вроцлава. Остатки растений происходят из местонахождений по существу той же местности, откуда и типовые экземпляры, впервые описанные Goeppert (1836, 1844), но собраны они были несколько позднее. Образцы из окрестностей городов Вильмсдорф и Людвигсдорф были определены в 1863 г. F. Roemer как *Asplenites ottonis* Schenk, а позднее, в 1865 г., как *Alethopteris ottonis* Goepp.; в 1869 г. образец № 3167 из этой же коллекции (окрестности г. Людвигсдорф) был определен O. Rilag как *Pecopteris ottonis* Goepp. Определения F. Roemer затем вошли в одну из его публикаций (Roemer, 1866). В работе Barbacka детальное описание листьев *Lepidopteris* приведено в основном по одному образцу, происходящему из скважины Gradzanowo-1, пробуренной в 1970 г. близ г. Плонска, в 25 км от Варшавы. Образец хранится в Институте ботаники Польской Академии наук в Кракове.

Сравнительный анализ остатков листьев как из керна скважины, так из местонахождений на территории прежней Силезии с учетом образцов, описанных Goeppert (1844), показал значительную вариабельность размеров листьев и перышек. Длина перышек, как отмечает Barbacka, варьирует на разных образцах от 5 до 25 мм, ширина — от 2 до 7 мм. Не исключено, что это могло быть обусловлено разной стадией роста перистого листа и расположением на нем перьев предпоследнего порядка. Описание морфологии остатков листьев Barbacka приводит с учетом всех просмотренных ею листьев — как музейных образцов из рэтских отложений Силезии (Западной Польши), так и образца, полученного из керна скважины. Последний более крупными размерами самого листа и его перышек, меньшей выраженностью чешуйчатости на основном стержне, гладкими рахисами перьев второго порядка значительно отличается от образцов из Силезии, изображенных в этой же работе автора на таблицах 2, фиг. 1; табл. 4, фиг. 1; табл. 3, фиг. 1; табл. 5, фиг. 1, 4. Строение же эпидермы перышек листа *Lepidopteris* приведено Barbacka лишь по керновому образцу из скважины Gradzanowo-1 и сопровождается не очень четкими фотоизображениями (табл. 1, фиг. 3, нижняя? эпидерма перышка, ×200; табл. 6, фиг. 1, 2, эпидерма верхней и нижней поверхностей перышка, ×100). При этом автор отмечает, что эпидермальное строение перышек листа с образца № 3167 (изображение нижней (?) эпидермы с этого листа на табл. 5, фиг. 5 исключительно нечеткое!), происходящего из окрестностей Людвигсдорфа (колл. Roemer), заметно отличается сильно кутинизированной эпидермой, подобной «коже», наличием лишь местами трихом на полигональных клетках верхней (?) поверхности, более регулярными устьицами, всегда мелкими треугольной формы побочными клетками. Эпидерма перышек листа, происходящего из скважины Gradzanowo -1, исходя из приведенного автором описания, характеризуется иной топографией нижней и верхней эпидерм, волнистыми стенками основных клеток и наличием четких не кутинизированных папилл на них и на побочных клетках устьиц. Эти же признаки заметно отличают его от имеющихся в нашем распоряжении подобных по морфологии листьев *Lepidopteris*, происходящих из рэтских отложений окрестностей горы Кобург Южной Германии. По всей вероятности, польские остатки листьев *Lepidopteris* из рэтских отложений, вскрытых скважиной близ г. Плонска (Barbacka, 1991), принадлежат иному виду. Таким образом, выясняется, что эпидермальное строение листьев *L. ottonis* из рэтских отложений стратоместности Западной Польши (Силезии) остается по-прежнему не изученным, так же как и практически не изученным остается строение эпидермы типовых германских листьев из рэтских отложений Франконии, описанных Schenk (1864, 1867).

В 2000 г. во время посещения Музея естественной истории в Штуттгарте, Южная Германия, K.-P. Kelber из Университета г. Вюрцбурга любезно передал нам два образца с остатками фитолейм мелких сегментов перистого листа *Lepidopteris*. Образцы происходят из рэтских отложений карьера Хейльгерсдорф, расположенного в 30 км юго-западнее горы Кобург. Разрез карьера, известный как «Rhät Hauptsandstein», или как «Rhät Hauptton» (Kelber, van Koijnenburg-van Cittert, 1997), сложен несколькими слоями глин, переслаивающимися с маломощными (до 15 см мощности) углями и перекрывающимися толщей Верхнего песчаника (Oberer Sandstein). Остатки растений приурочены к нижней части глинистой толщи. Подобные же остатки перистых листьев встречаются и в основании перекрывающего глины песчаника. Весь разрез карьера Хейльгерсдорфа, по данным Keßler (1973), датируется рэтом.

Как отмечает Kelber (Kelber, van Koijnenburg-van Cittert, 1997), видовое определение остатков листьев *Lepidopteris* из отложений германского рэта и соседних территорий Польши только по морфологии вызывает большие трудности. Морфологически листья трех видов этого рода — *L. stuttgartiensis* (Jaeger, 1827), *L. ottonis* (Goeppert, 1836) и *L. brevipinnata* (Mägdefrau, 1953) — очень близки между собой. Они различаются лишь большей или меньшей выраженностью чешуйчатости на рахисе перистых листьев и размерами сегментов. У листьев *L. stuttgartiensis* в отличие от листьев *L. ottonis* из разреза Кобург (Schenk, 1864, 1867) рахис лишь слегка шероховатый, а перышки последнего порядка более крупные, линейной формы с закругленной верхушкой. Эти различия могут вполне быть в пределах морфологических вариаций одного вида. В таком случае возможно, что листья типового *L. stuttgartiensis* и листья *L. ottonis* принадлежат одному виду и по правилам приоритета должны быть отнесены к *L. stuttgartiensis* (Jager) Schimp. Однако решить однозначно этот вопрос не представляется возможным, поскольку у типовых листьев обоих видов не известно эпидермальное строение, ибо даже «...материал, представленный здесь на табл. 1, фиг. 1 (Kelber, van Koijnenburg-van Cittert, 1997 : 106), выявляет некоторые различия в кутикуле листьев *L. ottonis*, описанных Harris (1932) и Barbacka (1991)».

Переданные в наше распоряжение Kelber фитолеймы перышек принадлежат перистому листу, изображенному им в 1997 г. на табл. 1, фиг. 2 (Kelber, van Koijnenburg-van Cittert, 1997). Полученные нами препараты с этих фитолейм позволили изучить строение эпидермы перышек листа. Описываемые остатки перистых листьев отличаются от листьев *L. ottonis*, известных из рэтских отложений Швеции и Гренландии (Antevs, 1914; Harris, 1932) более мелкими размерами перышек с приостренными верхушками, иным типом трихом на основных клетках эпидермы, наличием бисеровидных утолщений на ровных стенках этих клеток. По морфологии они проявляют большее сходство как с остатками листьев из Франконии (Schenk, 1867), так и с голотипом *L. ottonis* из Силезии (Goeppert, 1836, 1844) и образцами, изображенными в работе Barbacka (1991) на табл. 1, фиг. 1, табл. 4, фиг. 1, табл. 5, фиг. 1, происходящими из местонахождений этой же территории — Западная Польша, окрестности Wieluń и Kluczborg (бывшая Силезия).

Полученный от Kelber материал, происходящий из типовой местности Южной Германии — окрестностей горы Кобург, позволил впервые представить описание эпидермального строения остатков листьев *Lepidopteris ottonis*, вида, широко известного в позднетриасовых флорах Евразии, и тем самым расширить его видовую характеристику. Более того проведенный сравнительный анализ выявил значительные отличия морфологических и эпидермальных признаков листьев из рэтских отложений типовой местности от таковых у листьев, описанных авторами в разное время как *L. ottonis* (Goepp.) Schimp. из других местонахождений — Гренландии, Швеции, Польши.

Кроме остатков листьев *Lepidopteris* в рэтских отложениях карьера Хейльгерсдорф были найдены *Equisetites* cf. *conicus* Sternb., *Dictyophyllum acutilobum* (C. F. W. Braun) Schenk, *Phlebopteris* sp., *Todites* sp., *Cladophlebis* sp., *Thinnfeldia* (*Pachypteris?*) *bellhofensis* Gothan (Kelber, van Koijnenburg-van Cittert, 1997).

Из этого же местонахождения из прослоев глин нам были переданы образцы на палинологический анализ. В палинологических препаратах оказалось довольно много фрагментов просветленных фитолейм перышек с таким же эпидермальным строением. В составе палинокомплекса, полученного из этих образцов и изученного Н. К. Куликовой, преобладают споры *Ricciispotites tuberculatus* Lund., им сопутствуют менее многочисленные споры *Toroisporites* sp., *Cyathidites* sp., *Obtusisporites junctus* (Kara-Mursa) Pocock, *Dictyophyllidites mortoni* (de Jersey) Playf. et Dett., *Polypodiisporites polymicroforatus* (Orlow.-Zwolin.) Lund. Пыльцевую часть палиноспектра составляют *Corolina meyeriana* (Klaus.) Venkat., *Granuloperculatipolis rudis* Venkat. et Goczan, *Ovalipolis ovalis* Krutzch, *Rhaeticopolis germanicus* E. Schulz, *Podocarpites* sp., *Monosulcites* sp., *Quadreculina anellaeformis* Malavkina.

Ниже приведено расширенное описание изученных образцов с учетом первоописаний типовых образцов, приведенных в работах Goeppert (1836, 1844) и Schenk (1867).

## Порядок *CYCADOFILICALES*

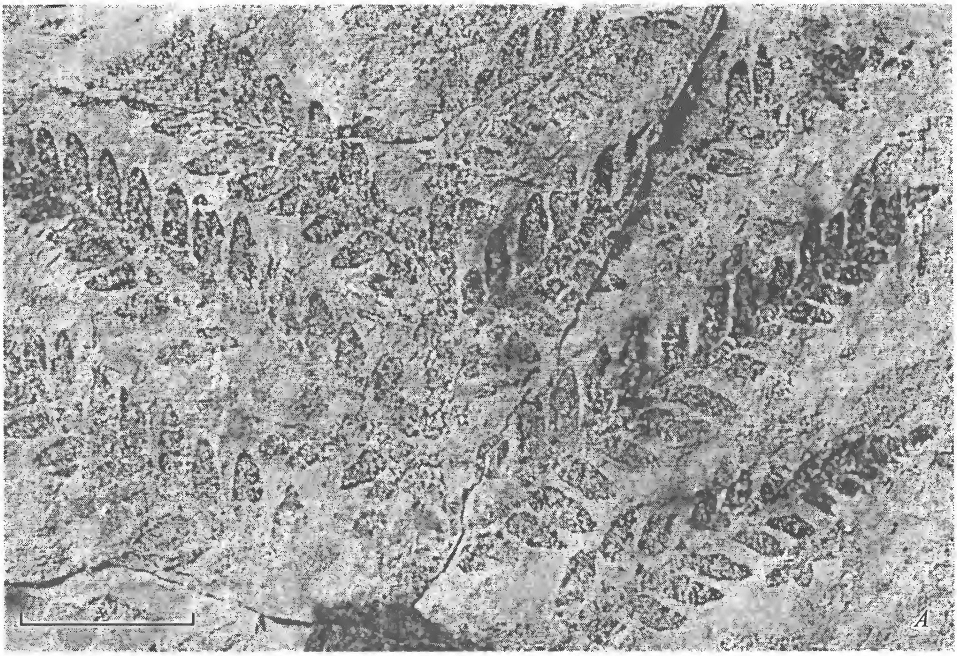
### Род *LEPIDOPTERIS* Schimp., 1869

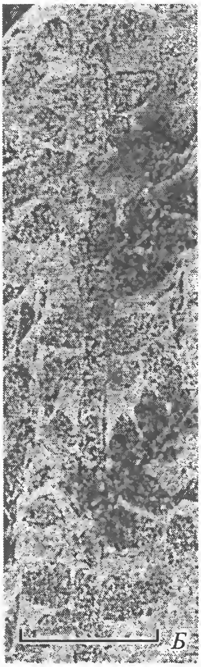
### ***Lepidopteris ottonis*** **(Goepp.) Schimp.**

(см. таблицу-вклейку, *1*—*7*, рисунок, *1*)

*Lepidopteris ottonis* (Goepp.) Schimp., 1869, Traité paléontologie végétale: 574; Barbacka, 1991, Acta Palaeobotanica Polonica (p. p.): 25, pl. 1, fig. 1, pl. 4, fig. 1, pl. 5, fig. 1, 4, 5; Kelber, van Koijnenburg-van Cittert, 1997, Proceedings 4th. Europ. Paleobot. Palynol. Conf.: pl. 1, fig. 1—3. — *Alethopteris ottonis* Goeppert, 1836, Die fossilien Farnkräuter: 303, Taf. 37, Fig. 3, 4. — *Pecopteris ottonis* Goeppert, 1844, Über die fossilien Flora der mittleren Juraschichten in Oberschlesien: 144, Taf. 1, Fig. 4—10. — *Asplenites ottonis* (Goeppert), Schenk, 1867, Die fossile Flora der Grenzschichten des Keupers und Lias in Franken: 53, Taf. 11, Fig. 1—3, Taf. XIV, Fig. 3—5.

Описание. Листья дважды-трижды? перистые, перья предпоследнего порядка супротивные или очередные, отходят от рахиса под углом 45—50°, на расстоянии около 10 мм друг от друга, постепенно суживаясь к закругленной или приостренной верхушке. Основной рахис и рахис перьев последнего порядка густо покрыты мелкими чешуйками. Длина перьев от 3 см у мелких экземпляров до 10 см у крупных форм. Ширина в средней части 5—15 мм. Перышки на рахисе пера расположены близко к другу к другу, в нижней части поочередно, ближе к верхушке почти супротивно, слегка наклонены вперед. Между перьями последнего порядка на основном рахисе листа присутствуют промежуточные перышки по форме такие же, как и перышки на перьях последнего порядка, но одно из них, верхнее, как правило, вдвое крупнее. Перышки овальные, удлиненно-овальные, с закругленной верхушкой, с ровными краями, со слегка скошенным основанием с внутренней стороны и низбегающим внешним краем, иногда слегка зауженные у основания. Длина перышек в средней части пера в основном 3—7 мм, редко превышает 10 мм, ширина 2—5 мм. Жилкование пекоптероидное.





*Lepidopteris ottonis* (Goepp.) Schimp.

*А* — часть перистого листа, ×3, экз. Heil-024 (синхротипоид); *Б* — часть основного рахиса с промежуточными перышками, ×3, экз. Heil-027a (Kelber, van Konijnenburg-van Cittert, 1997. pl. I, fig. 1, 2).

Листья амфистоматные. Пластинка листа плотная, кутикула толстая. Топография эпидермы верхней и нижней поверхностей практически одинакова: устьица не собраны в ряды или полосы, разбросаны беспорядочно, не ориентированы. Лишь на верхней поверхности основные клетки эпидермы заметно мельче, а устьица менее частые. Основные клетки эпидермы короткие, полигональные, изодиаметрические, стенки клеток прямые, часто с четковидными утолщениями, местами утолщения округлые, довольно крупные, не сросшиеся, образуют бисеровидные цепочки вдоль стенок. Это особенно проявляется на клетках близ верхушки перышка. В центральной части перышка стенки основных клеток часто лишены утолщений. Все основные клетки эпидерм снабжены четкой точечной бородавочкой, иногда бородавочка совсем плоская, как бы размытая, реже такие утолщения отсутствуют.

Устьица широкоовальные, довольно частые, особенно на нижней эпидерме, где присутствуют смежные устьица. Замыкающие клетки сильно погруженные. Побочных клеток 5—7, они несколько мельче основных клеток эпидермы и не отличаются от них по степени кутинизации. Стенки побочных клеток, обращенных в сторону устьичной щели, сильно кутинизированы. Каждая побочная клетка снабжена краевой утолщенной папиллой, нависающей над устьичной щелью, часто полностью закрывая ее. Местами основание утолщенной папиллы широкое и покрывает всю поверхность побочной клетки, создавая впечатление сильной кутинизации последней. Иногда папиллы отсутствуют, тогда вход в устьичную ямку открыт и окружен только кутикулярным кольцом.

Лектотип — Goeppert, 1836, стр. 303, табл. 37, фиг. 3, район г. Вилюн, Западная Польша (бывшая Силезия), верхний триас (рэт).

Синхротипоид — экз. HEL-024, изображенный Келбером (Kelber, van Koijnenburg-van, 1997) на табл. 1, фиг. 2, Университет в Вюрцбурге, Германия; карьер Хейльгерсдорф, 30 км юго-западнее горы Кобург, формация Экстер, поздний триас (рэт).

Синхротипоид — экз. HEL-027a, изображенный Келбером (Kelber, Kelber, van Koijnenburg-van, 1997) на табл. 1, фиг. 2, Университет в Вюрцбурге, Германия; карьер Хейльгерсдорф, 30 км юго-западнее горы Кобург, формация Экстер, поздний триас (рэт).

Сравнение. Морфологические особенности описываемых листьев — перистость с мелкими перышками, четко выраженная чешуйчатость рахисов, наличие промежуточных перышек на рахисе листа вполне соответствуют признакам листьев рода *Lepidopteris*. От наиболее полно изученных листьев *L. ottonis* из рэтских отложений Гренландии (Harris, 1932) остатки листьев *Lepidopteris* из рэтских отложений окрестностей горы Кобург Южной Германии отличаются ровными краями перышек и их более мелкими размерами — в пределах 3—8 мм в длину (вместо 8—10 мм у гренландских экземпляров). Отличаются германские листья от гренландских и по строению эпидермы. У описываемых листьев *Lepidopteris* основные клетки эпидермы снабжены не папиллами, как у гренландских листьев, а кутикулярными утолщениями в виде бородавочек, побочные клетки устьиц лишены кутинизации и снабжены более крупными сильно кутинизированными папиллами, основания которых закрывают почти всю побочную клетку. Эти же признаки значительно отличают описываемые остатки *Lepidopteris* от листьев *L. ottonis* из рэтских отложений Польши, вскрытых скважинами Gradzanowo-1 близ Плонска (Barbacka, 1991) и Kolaczkowice северо-восточнее Равича (Piwocki, 1970). Мелколистный *L. evidens* Kiritch. et Chram. из среднетриасовых отложений Восточного Урала (Киричкова, Храмова, 1980) отличается от германских листьев строением эпидермы: для уральских листьев характерным является наличие трихом на основных клетках эпидермы в виде неутолщенных папилл, отсутствие папилл на побочных клетках устьиц и еще более мелкими размерами всех элементов эпидермы, особенно основных клеток. От новых видов *Lepidopteris*, описанных И. А. Добрускиной из верхнетриасовых отложений бассейна р. Печоры в северо-восточной части России (Добрускина, 1980), наиболее близкими являются листья *L. haizeri* Dobr. Однако последние отличаются от германских наличием утолщенных папилл на основных клетках эпидермы и отсутствием четковидных утолщений на стенках клеток, значительно большей разностью количества устьиц на нижней и верхней сторонах листа. Листья *L. arctica* Mogutch. из нижнего триаса Восточного Таймыра (Могучева, 1980) отличаются еще боле мелкими перышками — в основном от 1—3 до 5 мм дл. и 0.5—2 мм шир. с широко закругленными верхушками, наличием папилл на основных клетках эпидермы, отсутствием четковидных утолщений на стенках основных клеток.

Материал. Более пяти образцов с отпечатками неполных перьев и листьев из карьера Хейльгерсдорф, 30 км юго-западнее горы Кобург Южной Германии, формации Экстер, поздний триас (рэт).

## Благодарности

Автор глубоко признателен д-ру K.-P. Kelber из Университета г. Вюрцбурга, Германия, предоставившему для исследований образцы из рэтских отложений карьера Хейльгерсдорф, за переданную литературу, консультации и внимание, проявленное к нам во время нашего пребывания в Германии.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Добрускина И. А.* Род *Scytophyllum* (морфология, эпидермальное строение и систематическое положение) // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. М., 1969. С. 35—58.

*Добрускина И. А.* Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. М., 1980. 161 с.

*Добрускина И. А.* Триасовые флоры Евразии. М., 1982. 195 с.

*Киричкова А. И., Храмова С. Н.* О некоторых птеридоспермовых из триасовых отложений Восточного Урала // Новое в стратиграфии триаса Палеоурала. Свердловск, 1980. С. 3—18.

*Могучева Н. К.* Распространение пельтаспермовых птеридоспермов в триасовой флоре Восточного Таймыра // Палеонтология и стратиграфия триаса Средней Сибири. М., 1980. С. 93—96.

*Храмова С. Н.* Триасовая флора бассейна Печоры и ее стратиграфическое значение. Л., 1977. 71 с.

*Antevs E. Lepidopteris ottonis* (Goepp.) Schimp. and *Antholithus zeilleri* Nath. // Kungl. Sven. Vet. Acad. Handl. 1914. Bd 51. N 7. S. 3—18.

*Antevs E.* Die liassische Flora des Hörsandsteins // Kungl. Sven. Vet. Acad. Handl. 1919. Bd 59. N 8. S. 21—71.

*Barbacka M. Lepidopteris ottonis* (Goepp.) Schimper and *Peltaspermum rotula* Harris from the Rhaetian of Poland // Acta Palaeobotanica Polonica. 1991. Vol. 31. N 2. P. 23—47.

*Brongniart A.* Historie des végétaux fossiles. Paris, 1835. P. 337.

*Goeppert H. R.* Die fossilen Farnkräuter (Systema filicum fossilium) // Nova Acta Leopold. 1836. Vol. XVII. S. 1—486.

*Goeppert H. R.* Die Gattungen der fossilen Pflanzen. Bonn, 1844. Lief 4. 256 s.

*Harris T. M.* The Raethic Flora of Scoresby Sound, East Greenland // Medd. Grønland, 1926. Vol. 68. N 2. P. 43—147.

*Harris T. N.* The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland // Medd. Grønland, 1932. Vol. 85. N 3/5. P. 1—112.

*Harris T. M.* The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland // Medd. Grønland, 1937. Vol. 112. N 2. P. 1—132.

*Harris T. M.* The Yorkshire Jurassic Flora. Pt. II. *Caytoniales*, *Cycadales* and *Pteridosperms*. London, 1964. P. 1—191.

*Jaeger G. F.* Über die Pflanzen—Versteinerungen, welche in dem Bausandstein von Stuttgart vorkommen. Stuttgart, 1827. 132 S.

*Johansson N.* Die rätische Flora der Kohlengrube bei Stabbarp und Skromberga in Schonen // Kungl. Sven. Vet. Acad. Handl. Bd 63. N. 5. S. 1—78.

*Kelber K.-P., van Konijnenburg-van Cittert J. H. A.* A new Rhaetian flora from the neighybourhood of Coburg (Germany) — preliminary results // Proc. 4th Europ. Palaeobot. Palynol. Conf. Heerlen 1994 (EPPC) // Meded. Ned. Ins. Toegepaste Geiwetenschappen TNO, Haarlen, 1997. Vol. 58. P. 105—113.

*Keßler G.* Sedimentgeologische Untersuchungen im oberfränkischen Rhätolias // Erlanger geol. Abh. 1973. Bd 93. S. 1—60.

*Lundblad B.* De geologiska resultaten från borringarnavid Höllviken // Sver. geol. undersöku. 1949. Ser. C. N 507. Årsbok 43. N 5. P. 4—10.

*Lundblad B.* Studies in the Rhaeto-Liassic of Sweden. I. *Pteridophyta*, *Pteridospermae* and *Cycadophyta* // Kung. sven. vet. Akad. Handl. 1950. Bd 1. N 8. 87 p.

*Mägdefrau K.* Neue Funde fossiler Koniferen im Mittleren Keuper von Hassfurt (Main) // Geol. Bl. NO-Bayern, 1953. Bd 3. Hf. 2. S. 49—58.

*Nathorst A. G.* Bidrag till Sveriges fossila flora. II. Floran vid Höganäs och Helsingborg // Kungl. Sven. Vet. Acad. Handl. 1878. Bd 16. N 7. S. 1—53.

*Nathorst A. G.* Om floren I Skanes. I. Kolforande Bildningar. Floran vid Bjuf // Sver. geol. undersökn, 1886. Ser. C. Bd 85. S. 85—131.

*Orlowska-Zwolinska T.* Palynostratigraphy of the upper of Triassic epicontinental sediments in Poland // Prace Inst. Geol. CIV, 1983. Warszawa, 80 p.

*Piwocki M.* *Lepidopteris ottonis* z retyku poludniowei czesci monocliny przedsudeckiej // Kwart. geol. 1970. T. 14. N 1. S. 101106.

*Raciborski M.* Flora retyca pólnocnegostoku Gór Świetokrzyskich. Kraków Umiejetności Akademia, 1891. 56 S.

*Roemer F.* Geognostische Beobachtungen im Polnischen Mittelgebirge // Zeitsch. Deutsch. Geolog. Gesellsch. 1866. Vol. 18. N 4. S. 667—691.

*Schenk A.* Beiträge zur Flora des Keupers und der rhätischen Formastion // Ber. Naturforsch. Ges. 1864. Bd 7. S. 51—142.

*Schenk A.* Die fossile Flora der Grenzschichten des Keupers und Lias in Franken. Wiesbaden, 1867. 231 S.

*Schimper W. P.* Traité de paléontologie végétale ou la flore du monde primitif. Paris, 1869. Vol. I. 740 p.

*Townrow J. A.* The genus *Lepidopteris* and its southern hemisphere species // Avh. Norske vid. Akad. Oslo. 1956. Kl. 1. N 2. P. 1—28.

*Townrow J. A.* The *Peltaspermaceae*, a *Pteridosperm* family of Permian and Triassic age // Paleontology. 1960. Vol. 3. P. 3. P. 333—361.

## SUMMARY

Examination of remains by the pinnated leaves with roughess of rachis from the type locality in the South Germany, 30 km south-west of the mountain Koburg, was made. Plant fossils (leaf impressions and phytoleims) of *Lepidopteris ottonis* (Goepp.) Schimp. from quarry of Heilgersdorf belong to the Rhaetian stage. Microstructural distinctions of investigated pinnules from those of *L. ottonis* of the Upper Triassic Greenland and Sweden are discussed.

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29 (470.34)

© Г. А. Богданов,[1] Г. П. Урбанавичюс[2]

## НОВЫЕ И РЕДКИЕ ДЛЯ РОССИИ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ ИЗ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ

## G. A. BOGDANOV, G. P. URBANAVICHUS. LICHEN SPECIES NEW AND RARE TO RUSSIA FROM THE REPUBLIC OF MARII EL

[1] Государственный природный заповедник «Большая Кокшага»
424038 Республика Марий Эл, Йошкар-Ола, ул. Воинов Интернационалистов, 26
E-mail: kakshan@yoshkar-ola-ru
[2] Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН
184209 Мурманская обл., Апатиты, ул. Ферсмана, 14а
E-mail: urban@aprec.ru

Поступила 23.05.2006
Окончательный вариант получен 21.06.2007

Приведены сведения о 6 видах лишайников из Республики Марий Эл. Для лихенофлоры России впервые обнаружены *Agonimia allobata*, *Arthonia zwackhii*, *Bactrospora dryina* и 3 вида являются крайне редкими (*Absconditella sphagnorum*, *Leptogium rivulare*, *Strangospora ochrophora*). Показаны экология и распространение видов. К новым для России видам даны краткие описания.

Ключевые слова: лишайники, флористические находки, Республика Марий Эл, заповедник «Большая Кокшага», национальный парк «Марий Чодра».

Республика Марий Эл расположена на рубеже зональных (южно-таежная и хвойно-широколиственная подзоны) и долготных (Европейская и Западно-Сибирская флористические провинции) природных регионов (Абрамов, 2000). Сравнительно небольшая площадь республики (23.3 тыс. км$^2$) отличается большим разнообразием природных комплексов, что положительно сказывается на видовом разнообразии лишайников.

Флора лишайников Республики Марий Эл изучалась достаточно продолжительное время. Первые сведения о лишайниках Марий Эл (31 вид) приводятся А. А. Еленкиным (1906—1911) по сборам, сделанным в 80-е годы XIX в. С. И. Коржинским и П. Н. Крыловым в нескольких пунктах республики (тогда еще в пределах Казанской губернии). В 30-е годы XX в. в южной и западной части республики работали Б. П. Васильков и Л. Н. Васильева, дополнившие список лишайников до 110 видов (Васильков, 1940). В 1968 г. Л. Г. Бязровым изучались синузии эпифитных лишайников широколиственно-хвойных лесов в северо-западной части республики (Бязров, 1978а, б). С образованием Марийского заповедника (прекратившего свое существование после пожаров 1972 г.), лихенологические исследования на его территории проводили Л. Н. Васильева и В. А. Крейер (1981). Лихенофлору г. Йошкар-Олы и его окрестностей изучала Ю. Г. Суетина (1997, 1999).

Исследования лихенофлоры Республики Марий Эл, начатые первым автором (Г. Ф. Богданов) в 1990-х годах, охватили большей частью территории Государственного природного заповедника (далее ГПЗ) «Большая Кокшага», Национального парка (НП) «Марий Чодра» и их окрестности (Суетина, Богданов, 2002; Богданов и др., 2003, 2005; Богданов, 2004, 2006).

Государственный природный заповедник (ГПЗ) «Большая Кокшага» (площадь 21.5 км$^2$) расположен в долине одноименной р. Бол. Кокшаги (левый приток р. Волги) в среднем ее течении (56°46′— 56°37′ с. ш., 47°09′—47°26′ в. д.) на территории Килемарского и Медведевского административных районов. Национальный парк «Марий Чодра» (площадь 36.6 км$^2$) расположен в юго-восточной части республики в бассейне р. Илеть на территории 3 административных районов: Звениговского, Волжского и Моркинского.

К настоящему времени для лихенофлоры Республики Марий Эл выявлено около 415 видов лишайников (общий список не опубликован). Многие из видов являются редкими и исчезающими, 4 вида включены в Красную книгу РФ (Богданов, 2006), 3 вида обнаружены впервые для лихенофлоры России. Ниже приведены сведения об анатомоморфологическом строении этих 3 видов, их местонахождениях и особенностях экологии, а также показаны отличительные признаки от близких видов. Образцы без указания коллектора собраны Г. А. Богдановым. Образцы переданы в гербарий лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (г. С.-Петербург).

Номенклатура и авторы при названиях таксонов лишайников даны по сводке лишайников Фенноскандии (Santesson et al., 2004), листостебельных мхов — по М. С. Игнатову, Е. А. Игнатовой (2003, 2004), печеночников — по Н. А. Константиновой, А. Д. Потемкину, Р. Н. Шлякову (1992).

*Agonimia allobata* (Stizenb.) P. James (сем. *Verrucariaceae* Zenker) — новый вид для лихенофлоры России. Поскольку в отечественной литературе описание вида отсутствует, ниже приводим его краткую характеристику на основании изученных образцов, с учетом литературных данных (Purvis, James, 1992).

Таллом эпифлеоидный, гранулярный или состоит из мелких, почти коралловидно разветвленных чешуек, зеленоватый, коричневато-серовато-зеленоватый в сухом состоянии и более ярко-зеленый во влажном. Перитеции 0.15—0.2 мм в диам., сидячие или наполовину погруженные, покрывальце отсутствует, эксципул темнеющий в нижней части, у выводного отверстия более светлый, розоватый (особенно у молодых). Споры бесцветные, муральные, эллипсоидные, 30—35(—44) × × 10—15 мкм, по 8 в сумке. Фотобионт зеленый хлорококкоидный, клетки водоросли 4—7 мкм в диам.

Распространен преимущественно в Европе (Норвегия, Швеция, Финляндия, Великобритания, Ирландия, Франция, Нидерланды, Германия, Швейцария, Австрия, Португалия, Испания, Италия, Чехия, Словакия, Эстония, Литва, Украина), недавно обнаружен в Сев. Америке (США).

В России известны еще 2 вида рода *Agonimia* — *A. gelatinosa* (Ach.) Brand et Diederich и *A. tristicula* (Nyl.) Zahlbr. Первый отличается от *A. allobata* экологией (обитает на мхах, растительных остатках, почве) и распространением (арктовысокогорный); второй обитает преимущественно на мхах, почве, камнях и редко на основаниях стволов деревьев, имеет более крупные перитеции, сумки содержат 1—2 значительно более крупные споры. Иногда при отсутствии перитециев, что бывает редко, *A. allobata* можно спутать с теневыми формами *Placynthiella icmalea* (Ach.) Coppins et P. James, который имеет зеленоватый таллом и растет в тех же условиях, иногда рядом, особенно в условиях поймы. Но у последнего вида таллом изидиозно-зернистый, изидии более или менее цилиндрические, вытянутые вертикально, концы имеют более светлую окраску.

*A. allobata* оказался не редким видом на территории республики — обнаружено 5 местонахождений. Вид встречается в широколиственных лесах, в основном на выступающих корнях и при основании стволов липы, а также на пнях и валеже сосны в сосняке. В пойме встречается обычно на древесине дуба и липы, всплывающих во время разлива реки (возможно, не переносит длительного затопления). Растет часто среди мелких мхов *Serpoleskea subtilis*, *Brachytheciastrum velutinum*, реже — более крупного мха *Brachythecium salebrosum*.

**Изученные образцы.** ГПЗ «Большая Кокшага» (Килемарский и Медведевский районы): кв. 72, выдел 41, сосняк вейниково-брусничный, на пне и валеже сосны, 29 VIII 2001; кв. 91, дубняк будровый, на замшелом валеже дуба вместе с *Brachytheciastrum velutinum*, 1 VI 2004. НП «Марий Чодра», Керебелякское лесничество, Звениговский р-н: кв. 35, северный склон Катай-Горы к оз. Бол. Тотьер, липняк снытьевый, на валеже, 19 VII 2000; кв. 37, выдел 24, северный склон Катай-Горы к оз. Шутъер, липняк широкотравный, на валеже, 21 VI 2002.

Также вид был выявлен в сборах студентов Марийского государственного университета (этикетки не полные) с территории НП «Марий Чодра», Керебелякское лесничество (2 образца): на коре липы в основании ствола среди *Serpoleskea subtilis*, *Brachytheciastrum velutinum*, VII 2005 и на коре липы в основании ствола среди *Serpoleskea subtilis*, VII 2005.

Вероятно, вид встречается и в других местах, но пропускается при сборах, так как часто растет среди протонемы мхов или среди самих эпиксильных и эпифитных мхов, переходя на кору или древесину.

*Arthonia zwackhii* Sandst. (сем. *Arthoniaceae* Reichenb. ex Reichenb.) — новый вид для лихенофлоры России. Описание вида дано на основании литературных данных (Coppins, 1992) и собственных наблюдений.

Таллом накипной, тонкий, беловатый, светло-серый, гладкий или слегка морщинистый. Фотобионт *Trentepohlia*. Апотеции многочисленные, часто скученные, округлые или неправильной формы, 0.2—0.3 мм в диам., нередко лопастные или вытянутые, 1 × 0.1—0.15 мм, либо звездчатой формы, до 1.2 мм шир., плоские или выпуклые, красновато-коричневые, с тонким белым налетом. Эпитеций красно-коричневый, при действии KOH становится оливковым; гимений бесцветный или светло красновато-коричневатый в верхней части, 40—50 мкм выс.; гипотеций бесцветный или светло окрашенный, 15—35 мкм выс. Сумки мешковидные, с 8 спорами; споры 4—5 клеточные, 15—20(—24) × 5—7 мкм, вытянуто яйцевидные, с крупной верхней клеткой.

Таллом при действии KOH желтеет, Pd желтее, от C и KC не изменяется. Содержит норстиктовую кислоту.

Обитает на коре старых деревьев широколиственных пород в старовозрастных лесах.

Распространен в Европе (Южная Швеция, Дания, Ирландия, Великобритания, Германия, Австрия, Испания).

Близкий вид *A. impolita* (Hoffm.) Borrer отличается наличием артониаковой кислоты (таллом при воздействии C краснеет, от Pd не изменяется), спорами без крупной верхней клетки, более высоким гипотецием; вид *A. cinereopruinosa* Schaer. содержит псоромиковую кислоту (таллом от Pd и C не изменяется в окраске), апотеции черные (без красного), споры мельче.

**Изученные образцы.** Охранная зона ГПЗ «Большая Кокшага», Медведевский р-н, Старожильское лесничество, кв. 5, елово-липовый лес в низине около ЛЭП, на коре клена, 29 III 2002 и кв. 14, липняк пролесниковый с густым подростом клена, на стволе средневозрастного клена, 15 IV 2006. Растет в сообществе видов *Graphis scripta* (L.) Ach., *Lecanora thysanophora* R. C. Harris, *Pertusaria leioplaca* DC., *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot.

*Bactrospora dryina* (Ach.) A. Massal. (сем. *Roccellaceae* Chevall.) — новый вид лихенофлоры России. Краткое описание дано на основании изученных образцов, с учетом литературных данных (James, Purvis, 1992).

Таллом накипной, тонкий, порошистый, серовато-белый, без коры, иногда погруженный в верхние отмершие слои коры дуба. Фотобионт *Trentepohlia*. Апотеции сидячие или частично погруженные, округлые или неправильной формы, овальные, 0.2—0.5 мм шир., коричневатые, черноватые, коричневато-черные, с собственным краем или без него (старые), плоские до выпуклых, блестящие; поверхность апотеция ровная или мелко морщинистая. Эксципул снаружи темно красно-коричневый, внутри часто светлее; эпитеций красновато-коричневый; гимений бесцветный, 80—90 мкм выс.; гипотеций бесцветный; парафизоиды разветвленные вблизи вершин и анастомозирующие, на концах не утолщаются. Сумки узко-булавовидные, 70—100 × 11—13 мкм, с 8 спорами; споры поперечно-многоклеточные, прямые, игловидные, длинные, 70—80 × 2 мкм, распадаются в сумках на короткие сегменты из 2—3—4, редко из 6 клеток.

Обитает на коре дубов в старых дубовых лесах.

Распространен в Европе (Южная Швеция, Великобритания, Ирландия, Дания, Германия, Швейцария, Австрия, Испания, Италия, Чехия, Эстония, Литва), Сев. Америке.

В России ранее был известен вид *B. brodoi* Egea et Torrente из Республики Карелии (Херманссон и др., 2002), который отличается более широкими сумками и более толстыми спорами, не распадающимися на сегменты, и обитанием на других субстратах (кора ольхи).

В Республике Марий Эл *B. dryina* обнаружена исключительно на коре дуба во влажных пойменных, старовозрастных широколиственных, хвойно-широколиственных, чаще в страусниковых лесах. Растет на грубой коре, чаще по трещинкам коры, обычно на более освещенной стороне, выше уровня максимального затопления (вероятно, его не переносит). Местообитание обычно защищено от прямого попадания дождя и обычно находится на нижней части наклоненного ствола. Растет без присутствия эпифитных мхов, часто в непосредственной близости или в одном сообществе с *Calicium viride* Pers. и *Arthonia* cf. *cinereoprunosa* Schaer., которые имеют такой же просто устроенный, тонкомучнистый или мелкозернистый таллом, без корового слоя.

**Изученные образцы.** ГПЗ «Большая Кокшага»: Медведевский р-н, кв. 90, пойменный дубняк крапиво-будровый, 20 III 2004; Килемарский р-н, кв. 63, дубняк с липой хвощово-страусниково-будровый, 17 VIII 2004; липняк страусниковый, 18 VIII 2004; дубняк елово-липовый крапиво-страусниковый, 19 VIII 2004; липняк ландышево-хвощовый, 31 VII 2005; кв. 36, по берегу Долгой Старицы, дубняк елово-липовый будровый, 16 V 2005.

Кумьинский заказник: Килемарский р-н, Кумьинское лесничество, кв. 39, правый берег р. Рутка, в 1.5 км выше моста на пос. Майский, пойма, хвойно-широколиственный лес, 7 V 2005.

Кроме видов, новых для России, впервые в Республике Марий Эл были обнаружены еще 3 интересных и крайне редких в России вида.

*Absconditella sphagnorum* Vězda et Poelt (сем. *Stictidaceae* Fr.) имеет второе местонахождение в России после Республики Карелии, где был обнаружен совсем недавно (Альструп и др., 2005). На территории республики выявлено 2 местонахождения: 1) Медведевский р-н, ГПЗ «Большая Кокшага», долина р. Бол. Кокшага, кв. 66, ринхоспоро-сфагновая сплавина оз. Кошеер, на отмерших мхах *Sphagnum balticum*, *S. fuscum*, *S. rubellum* и печеночниках *Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata*, *Mylia anomala*, 12 IX 2002 (местообитания вида отличаются повышенной влажностью — уровень воды на 10 см ниже поверхности мохового ковра, и всегда освещены); 2) Килемарский р-н, памятник природы «Болото Тыр-Куп», водораздел рек Бол. Кундыш и Рутка, сосняк пушицево-сфагновый, на утоптанной сырой тропинке, на отмерших сфагновых мхах и печеночнике *Mylia anomala*, совместно с лишайниками *Cladonia deformis* (L.) Hoffm. и *Placynthiella icmalea*, 9 IX 2003.

*Leptogium rivulare* (Ach.) Mont. (сем. *Collemataceae* Zenker) считается исчезающим во всех известных европейских странах, в то время как в России в конце прошлого столетия были выявлены крупные популяции в Республике Коми (Херманссон и др., 1998). Ранее вид приводился также из Мурманской обл. (Halonen, 1996).

На территории Республики Марий Эл вид обнаружен в не менее чем 15 изолированных друг от друга местонахождениях в долине р. Бол. Кокшаги в ее среднем течении, на протяжении около 10 км на территории заповедника и его охранной зоны, а также на сопредельных землях лесхоза. Как показали наши наблюдения, на обследованной территории *L. rivulare* встречается в центральной пойме, за пристаричным понижением или на месте заросших, едва выраженных стариц или западинок, депрессий в пойме, где долгое время стоит вода. Обильнее и благополучнее вид растет на стороне ствола, не подверженной или слабо подверженной воздействию течения во время весеннего паводка. В условиях широкой поймы (от 1.5 до 3.5 км), со слабо выраженной террасой, произрастает в средневозрастных осинниках, с примесью дуба, вяза гладкого, реже ольхи черной, занимающие небольшие площади. Растет чистыми зарослями или реже в смеси *Leptogium cyanescens* (Rabenh.) Körb. и *L. teretiusculum* (Wallr.) Arnold. Из мхов в сообществе с *L. rivulare* почти всегда присутствует *Fissidens bryoides*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Leskea polycarpa*, реже *Serpoleskea subtilis*, из печеночных мхов обычны *Lophocolea minor* и *Radula complanata*. Вид преимущественно произрастает в нижней части ствола (до 0.5 м от почвы) на коре средневозрастных деревьев осины диаметром менее 50 см. Более старовозрастные осины с большим диаметром ствола в нижней части сплошь покрываются чехлом из быстрорастущих и крупных мхов *Anomodon viticilosus*, *Homalia trichomanoides* и вытесняют лептогиум, *L. rivulare* легко переходит на другие виды деревьев, особенно на пренегенеративные (виргинильные) особи дуба черешчатого, диаметром ствола до 20 см, реже на молодые генеративные особи вяза гладкого, диаметром ствола 20—30 см, где кора еще гладкая, без глубоких морщин и не отшелушивается. Редко заселяет комли ольхи черной и березы белой.

Потоки воды, вероятно, способствуют размножению лептогиума вегетативным способом (участками таллома) и, возможно, способствуют переносу спор из более северных районов (верховья р. Бол. Кокшаги находятся в подзоне южной тайги). При выпадении дерева с лептогиумом из древостоя лишайник может расти успешно первые 3 года, а затем быстро вытесняется эпиксильными видами лишайников и мхов.

**Изученные образцы.** ГПЗ «Большая Кокшага»: кв. 76, надпойменная терраса р. Ин-энер, на границе черноольшаника крапиво-таволгового и ельника осинового щитовниково-черничного, на осине, проективное покрытие (ПП) 1—5 %, 14 IX 2004. Г. П. Урбанавичюс; урочище Тыртыш, редкостойный черноольшаник березовый крапиво-чистецово-таволговый, на кобле ольхи черной и березы белой, единично, 11 X 2004; здесь же, на берегу еле заметной старицы — на осине, ПП 1—5 %, на дубе (20 см в диам.), ПП 50—60 %, на вязе гладком, ПП 20—30 %, 11 X 2004; осинник березово-дубовый ежевично-таволговый, на стволе и выступающих корнях осины, 26 X 2004; урочище Большой Вожанер, дубняк осиновый крапиво-будровый, на осине, 26 X 2004; кв. 90, урочище Березовый Криуль, ложбина за пристаричным валом, осинник старовозрастной хвощово-ежевично-таволговый, на осине (35—65 см в диам.), ПП 5—10 %, 26 X 2004; здесь же, на молодых дубках и вязе гладком (на высоте до 20 см, стволы около 20 см в диам.), ПП 20—30 %; урочище Капустина Старица, осинник вязовый таволгово-ежевичный, на осинах, ПП 40 %, 1 XII 2004; кв. 91, урочище Тогашево, ложбинка за пристаричным валом, осинник ежевично-крапивный, на осине, единично, 7 X 2004.

Две находки сделаны в охранной зоне ГПЗ, на территории Старожильского лесничества, на основании стволов осины: кв. 6 (здесь ПП достигает 75—80 %), 26 X 2004 и кв. 7, 7 X 2004. Остальные находки сделаны на сопредельных территориях Старожильского лесничества: кв. 33 (ПП 50—60 %), 3 V 2003; кв. 17 (единичные экземпляры), 10 X 2004; кв. 18, единично, 1 XII 2004; кв. 33, единично, 25 IX 2004.

*Strangospora ochrophora* (Nyl.) R. A. Anderson (сем. *Lecanoraceae* Körb.) вторая находка в России (ранее известен из Мурманской обл.).

**Изученные образцы.** Собран на сопредельных с заповедником территориях: Старожильское лесничество, кв. 32, пойменный ивняк, на коре ивы белой, 20 III 2006; кв. 16, обочина тракта Йошкар-Ола—Козьмодемьянск, опушка липово-осинового леса снытьево-пролесникового, на коре ивы белой, 12 IV 2006; кв. 14, липняк волосистоосоковый, на коре клена, 15 IV 2006; Медведевский р-н, притеррасная пойма р. Бол. Кокшаги, старовозрастный осоковый ивняк, на коре ивы белой и ивы ломкой, вместе с лишайниками родов *Xanthoria* (Fr.) Th. Fr. и *Physcia* (Schreb.) Michx., 20 III 2006.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Абрамов Н. В.* Флора Республики Марий Эл: инвентаризация, районирование, охрана и проблемы рационального использования ее ресурсов. Йошкар-Ола, 2000. 163 с.

*Альструп В.*, *Заварзин А. А.*, *Коцорукова Я.* и др. Лишайники и лихенофильные грибы, обнаруженные в Северном Приладожье (Республика Карелия) в ходе Международной полевой экскурсии в августе 2004 г., предшествующей пятому конгрессу Международной лихенологической ассоциации // Биогеография Карелии. Тр. Карельского НЦ РАН. Вып. 7. Петрозаводск, 2005. С. 3—15.

*Богданов Г. А.* Лишайники государственного природного заповедника «Большая Кокшага» // Г. П. Урбанавичюс, И. Н. Урбанавичене / Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 3. Лишайники и мохообразные. М., 2004. С. 30—214.

*Богданов Г. А.* Распространение редких и исчезающих видов лишайников в Республике Марий Эл // Проблемы экологии и природопользования в бассейнах рек Республики Марий Эл и сопредельных регионов. Сб. матер. межрегион. науч.-практич. конф. Йошкар-Ола, 2006. С. 27—31.

*Богданов Г. А.*, *Бекмансуров М. В.*, *Лихачев В. Н.* К флоре лишайников Национального парка «Марий Чодра» // Научные исследования в Национальном парке «Марий Чодра». Вып. 1. Йошкар-Ола, 2005. С. 37—60.

*Богданов Г. А.*, *Суетина Ю. Г.*, *Бекмансуров М. В.* Лихенофлора Национального парка «Марий Чодра» // Биологическое разнообразие растительного покрова Национального парка «Марий Чодра». Ч. 1. Йошкар-Ола, 2003. С. 124—128.

*Бязров Л. Г.* Виды лишайников, собранные впервые в Марийской АССР // Новости систематики низших растений. Л., 1970а. Т. 7. С. 298—299.

*Бязров Л. Г.* Синузии эпифитных лишайников в некоторых типах лесных биоценозов Марийской АССР // Бот. журн. 1970б. Т. 55. № 8. С. 1065—1076.

*Васильева Л. Н.*, *Крейер В. А.* Лишайники междуречья Большой Кокшаги и Большого Кундыша в Марийской АССР // Флора Марийской АССР и вопросы ее охраны. Йошкар-Ола, 1981. С. 3—9.

*Васильков Б. П.* К флоре лишайников Марийской Республики // Сб. тр. Поволжского лесотехнического института им. М. Горького. Йошкар-Ола, 1940. № 3. С. 16—23.

*Еленкин А. А.* Флора лишайников Средней России. Юрьев, 1906—1911. Ч. 1. С. 1—184; Ч. 2. 1907. С. 185—360; Ч. 3—4. С. 361—682.

*Игнатов М. С., Игнатова Е. А.* Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1. *Sphagnaceae—Hedwigiaceae.* М., 2003. С. 1—608.

*Игнатов М. С., Игнатова Е. А.* Флора мхов средней части Европейской России. Т. 2. *Fontinalaceae—Amblystegiaceae.* М., 2004. С. 609—944.

*Суетина Ю. Г.* Лишайники города Йошкар-Ола, новые для Республики Марий Эл // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 5. С. 118—120.

*Суетина Ю. Г.* Изменения эпифитной лихенофлоры и структуры популяций *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городской среде: Автореф. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 1999. 26 с.

*Суетина Ю. Г., Богданов Г. А.* Лихенофлора лесной растительности катены реки Убы подзоны хвойно-широколиственных лесов // Бореальная лихенофлора. Лихеноиндикация. Программа и тез. докл. 3-й Междунар. школы и симп. Екатеринбург, 2002. С. 58—59.

*Херманссон Я., Пыстина Т. Н., Кудрявцева Д. И.* Предварительный список лишайников Республики Коми. Сыктывкар, 1998. 136 с.

*Херманссон Я., Тарасова В. Н., Степанова В. И., Сонина А. В.* Лишайники заповедника «Кивач» // Флора и фауна заповедников. Вып. 101. М., 2002. 34 с.

*Coppins B. J. Arthonia* // The lichen flora of Great Britain and Ireland. O. W. Purvis et al. (eds). London, 1992. P. 74—88.

*Halonen P.* Lichens of the former Kutsa Nature Reserve // Oulanka Reports. Oulu, 1996. Vol. 16. P. 63—68.

*James P. W., Purvis O. W. Bactrospora* A. Massal. // The lichen flora of Great Britain and Ireland. O. W. Purvis et al. (eds). London, 1992. P. 114—115.

*Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schlykov R. M.* Chech-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. N 1—2. P. 87—127.

*Purvis O. W., James P. W. Polyblastia* A. Massal. // The lichen flora of Great Britain and Ireland. O. W. Purvis et al. (eds). London, 1992. P. 481—486.

*Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O.* Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

## SUMMARY

6 lichen species are reported as new to the Republic of Marii El. *Agonimia allobata*, *Arthonia zwackhii* and *Bactrospora dryina* are new to Russia. Notes on ecology and distribution of the species are given.

# МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.3

© Н. А. Жинкина, И. А. Озеров

## МЕТОДИКА ОКРАШИВАНИЯ ТКАНЕЙ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ ПО ФЁЛЬГЕНУ

N. A. ZHINKINA, I. A. OZEROV.

## METHODS OF STAINING OF FOSSIL PLANT TISSUES AFTER FEULGEN

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: IgorOzerov@mail.ru
Поступила 26. 06. 2007

Описана методика приготовления и окраски постоянных препаратов тканей ископаемых растений с целью выявления ДНК-содержащих структур. Материалом для исследований послужили нижнеэоценовые остатки листьев и плодов миртовых, собранные на севере Верхоянья в пределах Хара-Улахских гор. За основу приготовления постоянных препаратов взята широко известная цитоэмбриологическая методика. Препараты окрашивались тройной окраской — кислый фуксин по Фёльгену—гематоксилин Эрлиха—алциановый синий. Результаты окрашивания фоссилизированных тканей растений показывают, что ядерный материал имеет неоднородную красно-пурпурную окраску, обусловленную наличием в хроматине дезоксирибозных остатков.

Ключевые слова: нижний эоцен, ядросодержащие клетки, лист, плод, *Myrtaceae*, реакция Фёльгена.

Исследования высокомолекулярных органических компонентов (белки, нуклеиновые кислоты) в ископаемых образцах дают возможность проследить филогенетическое родство современных и ископаемых организмов, а также ответить на некоторые вопросы, касающиеся особенностей эволюции генома. Начальным этапом таких исследований является выявление в ископаемом образце материала для генетического исследования. Если анализ мумифицированных остатков животных, в том числе и растительных остатков, возраст которых насчитывает несколько тысяч лет, на сегодняшний день не вызывает сомнений, то в случае, когда возраст ископаемых организмов достигает десятки миллионов лет, возникает широкий круг проблем и, в частности присутствие нуклеиновых кислот. Выявить наличие нуклеиновых кислот в ДНК-содержащих внутриклеточных структурах позволяют модифицированные для ископаемых растений гистохимические методы окраски (Фёльген, флуорохромы). Использование данных гистохимических методик становится возможным благодаря сохранению в ископаемых остатках фитолеймы, содержащей клетки с ядерными структурами.

В настоящей работе мы приводим методику окраски тканей ископаемых растений для выявления ДНК-содержащих структур, разработанную на основе реакции Фёльгена (Пирс, 1962; Дженсен, 1965). Материалом для гистохимических исследований являлись фитолеймы основных эпидермальных клеток листьев *Paramyrtaciphyllum agapovi*i Ozerov (Озеров, 2000) и клеток мезокарпа плодов *Paramyrtacicarpus pluriloculari*s Ozerov (Озеров, 2004) из нижнеэоценовых отложений северной Якутии. Постоянные препараты тканей ископаемых растений были приготовлены по общепринятой цитоэмбриологической методике (Прозина, 1960). Учитывая специфику исследуемого материала, первые этапы данной методики были существенно изменены (Ozerov et al., 2006). Материал не фиксировался перед проводкой до парафина. Части фитолеймы листа *P. agapovii* (см. таблицу-вклейку, *1*) и плода *P. plurilocularis* (см. таблицу-вклейку, *5*) помещали на часовое стекло в хлороформ и добавляли гистомикс (функциональный аналог парафина). Микротомные срезы толщиной от 0.5 до 1.0 мкм были сделаны на микротоме Microm HM 325. Постоянные препараты окрашивали тройной окраской — основной фуксин по Фёльгену (реактив Шиффа)—гематоксилин Эрлиха—алциановый синий (Камелина и др., 1992). Реактив Шиффа использовался для окрашивания ядерных структур, содержащих хроматин, оставляя неокрашенными ядрышки и цитоплазму.

**Окраска препаратов по Фёльгену** — специфическая гистохимическая реакция на тимонуклеиновую кислоту, вместе с тем превосходный морфологический метод для окраски ядер (Ромейс, 1953). Указывает на присутствие ДНК в ядросодержащих клетках. Протекает без дифференцирования, окрашивается только хроматин ядер, содержащий нуклеиновую кислоту, и оставляет неокрашенным истинные ядрышки и цитоплазматические структуры, никогда не перекрашивается и не дает искусственных продуктов. Окраска от красного до красно-фиолетового (Ромейс, 1953).

При подкраске после реактива Шиффа следует вначале подкрашивать препараты алциановым синим, а затем гематоксилином, так как в противном случае происходит раскрашивание цитоплазмы, окрашенной гематоксилином. Гематоксилин Эрлиха и алциановый синий в данных исследованиях применялся в качестве красителей для клеточных стенок и цитоплазмы

## Схема окраски

1. Толуол — 3 смены по 15 мин (для удаления парафина со срезов).
2. Спирт 96%-й — 3 смены по 15 мин (для удаления толуола).
3. Вода дистиллированная — 2 смены по 15 мин.
4. Холодный гидролиз: 1N HCL — 5 мин, 5N HCL — 30 мин, 1N HCL — 5 мин.
5. Реактив Шиффа — от 2 до 12 ч.
6. Сернистые воды — 3 смены по 5 мин (для удаления остатков фуксинсернистой кислоты)
7. Вода проточная водопроводная или часто сменяемая.
8. Вода дистиллированная — 5 мин.
9. Кислота уксусная 3%-я — 5 мин.
10. Алциановый синий — 10—20 мин.
11. Кислота уксусная 3%-я — 5 мин.
12. Вода дистиллированная — 2 смены по 10 мин.
13. Гематоксилин по Эрлиху — 10 мин.
14. Вода водопроводная проточная или часто сменяемая — 20 мин (для полного проявления темно-фиолетового тона).
15. Вода дистиллированная — 5 мин.
16. Мовиол.

В результате окрашивания фоссилизированных тканей растений было показано, что в них сохраняются фёльген-позитивные, неоднородно окрашенные ядерные структуры, причем хромоцентры имеют более интенсивную окраску. Ядра имеют красно-пурпурную окраску, обусловленную наличием в хроматине дезоксирибозных остатков. Клеточные стенки и цитоплазма окрашиваются от голубого до темно-синего цвета.

В препаратах основных эпидермальных клеток листа *P. agapovii*, окрашенных только по Фёльгену, обнаружены ядра, которые включают диффузный фёльген-позитивный материал с несколькими хромоцентрами (см. таблицу-вклейку, *2—4*). В препаратах клеток мезокарпа плода *P. plurilocularis,* окрашенных по Фёльгену с подкраской алциановым синим и гематоксилином по Эрлиху, выявлено окрашивание алциановым синим клеточных стенок с прилегающим к ним внутриклеточным материалом, а также фёльген-позитивное окрашивание ядерных структур, напоминающих хромоцентры (см. таблицу-вклейку, *6—8*). Некоторые клетки мезокарпа плода *P. plurilocularis* в пределах ядрышкового дворика имеют хорошо заметное фёльген-позитивное округлое тельце (см. таблицу-вклейку, *7*, *8*). Возможно, что оно возникло в результате постмортальной агрегации хроматина. Ядерный материал на препаратах листьев и плодов ископаемых миртовых по морфологии сходен с хромоцентрами современных миртовых. При подкраске препаратов после реактива Шиффа следует соблюдать данную последовательность, т. е. сначала подкрашивать алциановым синим, а потом гематоксилином, так как в противном случае происходит раскрашивание цитоплазмы, окрашенной гематоксилином.

В препаратах, окрашенных по предложенной методике, выявляются все структурные особенности клеток: оболочки клеток (ярко-голубые), каллоза в оболочках (от светло-голубой до темно-голубой), цитоплазма клеток (серовато-сиреневая разной интенсивности), оболочки ядер — темно-фиолетовые, хроматин в ядрах — красно-фиолетовый.

Препараты, окрашенные по предложенной методике, удобны для исследования, эстетичны, пригодны для приготовления цветных слайдов.

## Благодарности

Авторы выражают благодарность научному сотруднику лаборатории палеоботаники БИН РАН А. В. Хвалю за помощь в оформлении иллюстраций к данной работе.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы РАН «Происхождение и эволюция биосферы».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Дженсен* У. Ботаническая гистохимия. М., 1965. 377 с.

*Камелина О. П., Проскурина О. Б., Жинкина Н. А.* К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93—96.

*Озеров И. А.* Находка листьев рода *Paramyrtaciphyllum* (*Myrtaceae*) в нижнем эоцене Северной Якутии // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 109—115.

*Озеров И. А.* Новый род *Paramyrtacicarpus* (*Myrtaceae*) из нижнего эоцена Северной Якутии // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 6. С. 1008—1015.

*Пирс Э.* Гистохимия теоретическая и прикладная. М., 1962. 962 с.

*Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

*Ромейс Б.* Микроскопическая техника. М., 1953. 718 с.

*Ozerov I. A., Zhinkina N. A., Efimov A. M., Machs E. M., Rodionov A. V.* Feulgen-positive staining of the cell nuclei in fossilized leaf and fruit tissues of the Lower Eocene Myrtaceae // Bot. J. Linn. Soc. 2006. Vol. 150. N 3. P. 315—321.

# ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 585.293.3

© С. Я. Кондратюк

## О ВКЛАДЕ МАРИИ ФЛОРИАНОВНЫ МАКАРЕВИЧ (1906—1989) В ЛИХЕНОЛОГИЮ

S. Ya. KONDRATYUK. ON THE CONTRIBUTION OF MARIA FLORIANOVNA MAKAREVICH (1906—1989) TO LICHENOLOGY

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины
01601 Киев, ГСП-1, Украина, Терещенковская ул. 2
Тел. Факс +380 44 235 5248
E-mail: ksya_net@ukr.net
Поступила 13.02.2007

Ключевые слова: история лихенологии, географический анализ, таксономия лишайников, М. Ф. Макаревич.

Мария Флориановна Макаревич родилась в с. Мошны Черкасского р-на Черкасской обл. Украины 4 декабря 1906 г. в семье врача. Она закончила среднюю школу в г. Черкассы, затем изучала биологию в Киевском университете (в то время Киевском институте народного образования).

С 1938 г. М. Ф. специализировалась в области лихенологии как аспирант под руководством известного украинского лихенолога проф. А. Н. Окснера. В 1946 г. она защитила кандидатскую диссертацию «Лишайники Восточных Карпат», а в 1964 г. в Ботаническом институте АН СССР в Ленинграде (ныне С.-Петербурге) защитила докторскую диссертацию «Анализ лихенофлоры Украинских Карпат».

Почти полстолетия (с 1936 по 1982 г.) жизнь и деятельность М. Ф. были связаны с Институтом ботаники АН УССР (сегодня Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины). Значительная часть ее научной работы была посвящена изучению лихенофлоры Карпатского региона.

М. Ф. Макаревич была широко известным ботаником главным образом благодаря ее 2 книгам, а именно монографии «Аналіз ліхенофлори Українських Карпат» (Макаревич, 1963) и подготовленному ею с коллегами «Атласу географического распространения лишайников Украинских Карпат» (Макаревич и др., 1982). Ее монография

«Аналіз ліхенофлори Українських Карпат» в последующем использовалась лихенологами как образец проведения географического анализа региональных лихенофлор. Она сыграла важную роль в распространении принципов зонального географического анализа региональных лихенофлор, которые впервые были сформулированы А. Н. Окснером в его докторской диссертации «Анализ и история происхождения лихенофлоры советского сектора Арктики» в 1940—1942 гг. К сожалению, докторская диссертация Окснера не была опубликована в полном объеме и была доступна только ограниченному кругу исследователей. В работе М. Ф. Макаревич (1963) впервые освещены основные принципы проведения зонального географического анализа лихенофлоры, приведены описания каждого географического элемента и детально охарактеризованы все виды лишайников по каждому типу ареала и группе распространения. Поэтому данная монография была на самом деле настольной книгой для лихенологов по данному вопросу, и без преувеличения можно сказать, что она была основой дальнейшего развития специальных исследований, касающихся географии лишайников отдельных регионов. Следует отметить, что по количеству ареалогических групп (типов ареала и групп распространения), выделенных в лихенофлоре Украинских Карпат, которая на то время была представлена 860 видами лишайников, работа М. Ф. Макаревич (1963) не имеет аналогов до настоящего времени.

Позже М. Ф. активно принимала участие в обсуждении терминологии географических элементов, а также обоснованности выделения таких географических элементов, как мультирегиональный, атлантический и др. (Макаревич, 1968, 1971а, 1973, 1982). М. Ф. неоднократно обсуждала подходы к проведению географического анализа региональных лихенофлор Евразии.

М. Ф. получила признание систематика лихенолога благодаря ее обработкам ряда таксонов лишайников для «Флори лишайників України» (Макаревич, 1956) и «Определителя лишайников СССР» (Макаревич, 1971б, 1977). Как прекрасный систематик она обработала такие трудные для определения роды лишайников, как леканора (*Lecanora*), лекания (*Lecania*), опеграфа (*Opegrapha*) и др. М. Ф. описала больше 10 новых для науки таксонов лишайников, среди которых *Acrocordia bukowinensis*, *Lecanora nemoralis*, *L. multispora*, *Melaspilea oxneri*, *M. sudzuhensis* и *M. zerovii* (Макаревич, 1948, 1954а, б, 1976; Макаревич, Княжева, 1974). В целом М. Ф. Макаревич опубликовала более 70 научных работ по лишайникам Украины, Белоруссии и российского Дальнего Востока.

М. Ф. имела тесные связи с Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Почти ежегодно она приезжала в лабораторию лихенологии и бриологии института для работы с гербарием лишайников. Она внесла неоценимый вклад в критическую обработку гербарных коллекций института по ряду сложных и недостаточно изученных групп лишайников, таких как *Lecanora*, *Opegrapha*. Совместно с А. Н. Окснером, К. А. Рассадиной Мария Флориановна была в числе ученых, которые инициировали работу над таким изданием, как «Определитель лишайников СССР». Для этого издания ею были обработаны роды *Lecanora*, *Lecania*, *Haematomma*, *Candelariella*, семейства *Arthopyreniaceae*, *Pyrenulaceae*, *Mycoporaceae*, *Graphidaceae*, *Chiodectonaceae*, *Dirinaceae*, *Roccellaceae*, *Lecanactidaceae*, *Arthoniaceae*, *Pilocarpaceae*. М. Ф. приняла непосредственное участие в редактировании 1-го и 4-го выпусков этого издания.

Под руководством М. Ф. были защищены 2 кандидатские диссертации (Кудратов, 1979; Навроцкая, 1984).

Памяти М. Ф. посвящены некоторые лихенологические издания, в частности «Каталог лишайников и лихенофильных грибов Восточных Карпат» (Kondratyuk et al., 2003), «Ліхеноіиндикація» (Кондратюк, Мартиненко, 2006), а также некоторые научные форумы, III Международная конференция молодых ученых «Биоразнообразие, экология, адаптация, эволюция» (г. Одесса, 15—18 мая 2007 г.) (Proceedings.., 2007).

Кроме ботаники, М. Ф. очень хорошо знала и любила литературу, искусство и историю. Вместе с мужем, известным украинским альгологом, гидробиологом, основателем и директором в течение многих лет Института гидробиологии АН УССР, академиком А. В. Топачевским, они вырастили двух сыновей. Старший сын, В. А. Топачевский, известный палеонтолог, академик, профессор; младший сын, А. А. Топачевский, известный журналист, писатель, киносценарист.

В Институт ботаники им. Н. Г. Холодного Марию Флориановну Макаревич помнят как принципиального и очень требовательного к себе и к другим коллегам исследователя и одновременно очень доброго и чуткого человека, который всегда был готов прийти на помощь.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Кондратюк С. Я., Мартыненко В. Г.* Ліхеноіиндикація (посібник). Київ; Кіровоград, 2006.

*Кудратов И.* Лишайники горного Зеравшана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1979. 23 с.

*Макаревич М. Ф.* Про новий вид з роду *Melaspilea* // Бот. журн. АН УРСР. 1958. Т. 5. № 2. С. 88—91.

*Макаревич М. Ф.* По новий вид з роду *Acrocordia* // Бот. журн. АН УССР. 1954а. Т. 11. № 2. С. 75—77.

*Макаревич М. Ф.* Два нових види з роду *Lecanora* Ach. // Бот. журн. АН УССР. 1954б. Т. 11. С. 59—65.

*Макаревич М. Ф.* Графідові — *Graphidaceae* // В кн.: А. М. Окснер «Флора лишайників України». Киев, 1956. С. 223—257.

*Макаревич М. Ф.* Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. Київ, 1963. 263 с.

*Макаревич М. Ф.* Зональный географический элемент как принципиальная основа географического анализа // Закавказская конференция по споровым растениям, посвященная 50-летию Октябрьской социалистической революции. Т. 3. Тбилиси, 1968. С. 215—221.

*Макаревич М. Ф.* Рецензія на кн. Х. Х. Трасса «Элементы и развитие лихенофлоры Эстонии» // Укр. бот. журн. 1971а. Т. 28. № 6. С. 795—797.

*Макаревич М. Ф.* Роды *Pertusaria* DC., *Lecanora* (Ach.) Th. Fr., *Ochrolechia* Massal., *Lecania* (Massal.) Zahlbr., *Haematomma* Massal., *Candelariella* Massal. // Определитель лишайников СССР. Вып. 1: Пертузариевые, Леканоровые, Пармеливые. Л., 1971б. С. 7—68, 72—146, 242—281.

*Макаревич М. Ф.* Современное состояние и проблемы ареалогического изучения лишайников в СССР: Тез. докл. V делег. съезда ВБО, Киев, 1973. С. 357—358.

*Макаревич М. Ф.* Роды *Acrocordia* Massal., *Arthopyrenia* Massal., *Leptorhaphis* Körb., *Microthelia* Körb., *Anthracothecium* Hampe ap. Massal., *Melanotheca* Pée, *Dermatina* Almqu., *Lithographa* Nyl., *Melaspilea* Nyl., *Opegrapha* Numb., *Graphis* Adans., *Enterographa* Pée, *Chiodecton* Ach., *Dirina* Fr., *Lecanactis* Eschw., *Arthonia* Ach., *Arthothelium* Massal., *Byssoloma* Trevis // Определитель лишайников СССР. Вып. 4: Веррукариевые—Пилокарповые. Л., 1977. С. 152—160, 166—174, 199—195, 198—203, 210—218, 223—273, 275—278, 280—288, 290—328.

*Макаревич М. Ф., Княжева Л. А.* Новый вид рода *Melaspilea* Nyl. // Новости систематики высших и низших растений. Киев, 1974. С. 118—122.

*Макаревич М. Ф. Melaspilea sudzuhensis* Mak. — новий вид лишайника з Далекого Сходу // Укр. бот. журн. 1976. Т. 33. № 1. С. 86—88.

*Макаревич М. Ф.* Хорологические особенности лишайников Украинских Карпат // VII съезд УБО: Тез. докл. Киев, 1982. 369 с.

*Макаревич М. Ф., Навроцкая И. Л., Юдина И. В.* Атлас географического распространения лишайников в Украинских Карпатах. Киев, 1982. 404 с.

*Навроцкая И. Л.* Лишайники буковых лесов Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1984.

*Kondratyuk S. Ya., Popova L. P., Lackovicova A., Pisut I.* A catalogue of eastern Carpathian lichens. Kiev; Bratislava, 2003. 264 p.

*Proceedings* of the III International young scientists conference «Biodiversity, Ecology, Adaptation, Evolution» dedicated to 100 anniversary from birth of famous Ukrainian lichenological Maria Makarevych (Odesa, 15—18 May 2007). Odesa, 2007. 326 p.

# КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК [574 : 582.232/26] (049.3)

© Г. И. Поповская, Е. В. Лихошвай

## С. С. Баринова, Л. А. Медведева, О. В. Анисимова. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: Изд-во «Pilies studio», 2006. 498 с. 41 рис. 30 табл.

G. I. POPOVSKAYA, Y. V. LIKHOSHVAY. S. S. BARINOVA, L. A. MEDVEDEVA, O. V. ANISSIMOVA. DIVERSITY OF ALGAE INDICATORS IN ENVIROMENTAL ASSESSMENT. TEL AVIV: «PILIES STUDIO» PUBLISHING HOUSE 2006. 498 p. 41 FIGS, 30 TABL.

Лимнологический институт СО РАН
664003 Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3
Поступила 28.04.2007

Водоросли, обладая высокой скоростью воспроизводства, наиболее чутко реагируют на изменяющиеся условия среды и могут фиксировать даже незначительные изменения, происходящие в водоемах, выступая в качестве тонкого биологического индикатора. Оценить состояние водных систем без специальных исследований невозможно. Монография С. С. Бариновой с соавторами дает возможность подойти к решению этой проблемы. В работе шаг за шагом излагаются пути оценки состояния озер и водотоков.

Водная система рассматривается как взаимодействие среды и населяющих ее организмов. Просто и образно авторы изображают биотическую часть экосистемы в виде трофической пирамиды. При этом для структурных показателей фототрофного звена используют в основном число особей, состав видов в сообществе, биотическое разнообразие и биомассу. Особое место в монографии уделяется биоиндикации водоемов, т. е. определению качества воды по обитающим в них организмах. Интересным в книге является раздел, посвященный влиянию экологических факторов на морфологию водорослей и видообразование. Авторы на материале собственных исследований устанавливают причины возникновения уродливых форм у отдельных видов зеленых, синезеленых и диатомовых водорослей. Для сравнения разновеликих видовых списков водорослей различных водоемов предлагается использовать простой и информативный метод построения звездчатых диаграмм, из которых видно, что каждая флора обладает индивидуальностью и различной видовой насыщенностью. Применение звездчатых диаграмм снимает проблемы разновеликости списков видов при сравнении разных водоемов. Это подтверждается многочисленными схемами и рисунками. В работе подробно изложены индикационные методы в оценке состояния водных экосистем. Приведены наиболее важные, проверенные временем системы индикации показателей среды на основе видового состава и обилия видов микроводорослей. Дана их теоретическая основа и простые методы вычисления. На основе многолетних альгологических и экологических исследований авторы приходят к заключению о том, что видовой состав и особенно доминирующий комплекс видов альгофлоры могут дать реальное представление о направленности развития водной экосистемы. Особое внимание при этом следует уделять выявлению полиморфизма у водорослей. Показано, как по набору индексов сапробности можно определить стадию эвтрофирования водоемов, их трофический статус. На основе модели функционирования водоемов показана способность экосистем к самоочищению и выделению ее критического состояния. В заключение приводятся конкретные рекомендации по оценке состояния пресноводных экосистем на основе анализа биоразнообразия водорослей. Весьма ценным в монографии является список видов водорослей-индикаторов органического загрязнения, закисления и засоления водоемов и водотоков, включающий около 7000 наименований. По сравнению с монографией 2000 г. (Баринова и др., 2000) список увеличен в 2 раза и дополнен новыми сведениями по экологии и индикаторной значимости организмов. Желательно, чтобы при новом переиздании книги в список индикаторных организмов были включены водоросли с миксотрофным типом питания.

Книга написана просто, доступно, читается с интересом. Приходится только сожалеть, что монография вышла малым тиражом. Уверены, что монография С. С. Бариновой, Л. А. Медведевой, О. В. Анисимовой станет настольной книгой всех, кто занимается изучением многочисленных озер, рек и водохранилищ нашей страны.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В.* Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. М., 2000. 150 с.

# ХРОНИКА

УДК 061.3

© И. И. Гуреева

## ПЕРВАЯ РОССИЙСКАЯ ПТЕРИДОЛОГИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ (ТОМСК—БАРНАУЛ, 20—30 АВГУСТА 2007)

I. I. GUREYEVA. THE FIRST RUSSIAN PTERIDOLOGICAL CONFERENCE (TOMSK—BARNAUL, 20—30 AUGUST 2007)

Томский государственный университет
634062 Томск, пр. Ленина, 36
E-mail: herb@bio.tsu.ru
Поступила 27.09.2007

В ботанике довольно мало внимания уделялось сосудистым споровым растениям (птеридофитам) — папоротниковидным, хвощовидным и плауновидным. Систематическое изучение этих растений (в частности, папоротников) в России началось только около 30 лет назад. За это время опубликован ряд монографий и статей по вопросам систематики, морфологии, биоморфологии, анатомии, популяционной биологии, защищены кандидатские и 6 докторских диссертаций. В последние годы растет интерес и к двум другим группам сосудистых споровых — плауновидным и хвощовидным.

Учитывая растущий интерес к этим растениям и необходимость координации работ в этом направлении, было решено провести конференцию, специально посвященную птеридофитам. Конференция проходила 20—30 августа 2007 г. и включала научную и экскурсионную части. Научная часть, организованная Гербарием и кафедрой ботаники Томского государственного университета, проходила 21—23 августа 2007 г. в Томском государственном университете (ТГУ), экскурсионная часть, организованная Южно-Сибирским ботаническим садом и кафедрой ботаники Алтайского государственного университета (АГУ), проходила 24—29 августа 2007 г. на территории Республики Алтай. Конференция была поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 07-04-06060-г). К началу работы конференции был издан сборник трудов, материалы в котором опубликованы в виде развернутых статей и кратких сообщений.

На конференции присутствовали 75 участников и слушателей из 20 городов 3 стран — России (Санкт-Петербург, Москва, Орел, Волгоград, Сыктывкар, Тюмень, Омск, Томск, Барнаул, Красноярск, Благовещенск), Великобритании (Корнуолл) и Украины (Киев). В конференции приняли участие 13 докторов и 20 кандидатов наук; из 6 российских докторов наук, защитивших докторские диссертации по птеридологии, присутствовало 5. Участники представляли университеты, учреждения Российской академии наук, отраслевые институты, заповедники. В конференции участвовал известный птеридолог из Великобритании **C. N. Page**, приглашение которого стало возможным благодаря выполняющейся в ТГУ инновационно-образовательной программе.

Рис. 1. Участники конференции у главного корпуса Томского государственного университета. Фото Е. В. Вашека.

С приветственным словом к собравшимся обратились проректор ТГУ по учебной работе, председатель Томского отделения Русского ботанического общества **А. С. Ревушкин**, проректор ТГУ по международным связям **С. Н. Кирпотин**, открыли конференцию сопредседатели оргкомитета — заведующая Гербарием ТГУ **И. И. Гуреева** и директор Южно-Сибирского ботанического сада АГУ **А. И. Шмаков**.

Конференция охватывала широкий круг проблем: видовое разнообразие птеридофитов на отдельных территориях, редкие птеридофиты и вопросы их охраны, систематика, филогения, анатомия, морфология, биоморфология, популяционная биология, экология и интродукция птеридофитов. Доклады были сгруппированы в 3 блока, обсуждение тематики каждого из них заняло по одному дню работы. Особенностью конференции было то, что доклады были представлены как лекции ведущих ученых, на которых обсуждались основные направления птеридологических исследований, и краткие сообщения молодых ученых, в которых они могли представить результаты своих исследований.

В докладах были обозначены проблемы обработки птеридофитов для будущей «Флоры России» (**А. И. Шмаков**, АГУ, Барнаул), отмечены трудности, которые могут возникнуть при работе с гербарными коллекциями, в первую очередь доступность коллекций в малых гербариях и доступность типовых коллекций в крупных гербариях. Нужно отметить растущие связи российских птеридологов с зарубежными, что нашло отражение в совместных исследованиях, в том числе и птери-

Рис. 2. Участники экскурсии в locus classicus *Polypodium* × *vianei* Schmakov.

Слева направо: сидят А. В. Ваганов и А. И. Шмаков (АГУ, Барнаул) , стоят Н. И. Шорина, Н. С. Барабанщикова (обе — МПГУ, Москва), Н. М. Державина (ОГУ, Орел), И. И. Гуреева, А. А. Кузнецов (оба — ТГУ, Томск), C. N. Page (Великобритания). Фото А. С. Мочалова.

Рис. 3. На птеридологической экскурсии. Каменистый склон в среднем течении р. Катунь.

Фото С. В. Бытотовой.

дофлор других стран. В частности, на конференции были представлены результаты исследований видового состава высокогорных папоротников Уганды (**А. И. Шмаков**, АГУ, Барнаул). В двух докладах рассматривались возможности применения некоторых данных по экологии и морфологии спор папоротников для реконструкции палеоклиматов и палеособытий. В частности, в докладе **C. N. Page** (University of Exeter in Cornwall, UK) были проведены параллели между быстрым и первоочередным восстановлением папоротников на нарушенных участках после недавнего катастрофического урагана на Каймановых островах и преобладанием остатков папоротников в отложениях на границе Мезозоя и Кайнозоя, связанным, предположительно, с глобальными нарушениями растительного покрова в результате метеоритного удара.

Большой интерес вызвали доклады об использовании признаков гаметофита для разрешения вопросов систематики и филогении папоротников (**Е. И. Арнаутова**, БИН, Санкт-Петербург), о процессах гибридизации и гибридогенных видах у плауновидных (**Ю. А. Иваненко**, СПбГУ, Санкт-Петербург) и доклад, в котором представлены результаты совместных российско-британских исследований рода *Pteridium*, сложности систематики которого широко дискутируются в мире (**И. И. Гуреева**, ТГУ, Томск, **C. N. Page**, University of Exeter in Cornwall, UK).

Проблемы изучения биологии и экологии папоротников были представлены в докладах по вопросам биоморфологии длиннокорневищных папоротников и их популяционной жизни (**Н. И. Шорина**, МПГУ, Москва), по изучению приспособлений папоротников к условиям эпифитной жизни (**Н. М. Державина**, Орел), по принципам организации популяций папоротников в зависимости от их биоморфологических различий (**И. И. Гуреева**, ТГУ, Томск). Интересные данные были представлены в докладе, посвященном значению зональных особенностей и ритмики апикальной меристемы в формировании биоморф птеридофитов (**Г. М. Борисовская**, **М. А. Романова**, СПбГУ, Санкт-Петербург).

Молодые ученые из разных учреждений страны представили сообщения по вопросам систематики и экологии папоротников, составу птеридофлор, особенностям развития и демографии гаметофитов папоротников, по результатам изучения апикальной меристемы у птеридофитов разной систематической принадлежности, по интродукции папоротников и их развитию в условиях культуры.

Конференция показала, что Россия пока отстает от других стран по молекулярным исследованиям птеридофитов и применению этих исследований в систематике. Вместе с тем как положительный момент можно отметить развитие таких классических дисциплин, как морфология и анатомия, биоморфология, популяционная биология в применении к птеридофитам, которым традиционно уделялось мало внимания.

На заключительном заседании обсуждены основные результаты конференции и принята резолюция, в которой, в частности, подчеркнута успешная работа конференции и принято решение проводить такие собрания каждые 3 года.

Во время конференции участники имели возможность ознакомится с коллекциями Гербария им. П. Н. Крылова, посетили музей, научную библиотеку и Сибирский ботанический сад ТГУ.

После завершения научной части конференции состоялась трехдневная экскурсия на Алтай. Участники совершили поездку по долине р. Катунь (Республика Алтай, Чемальский р-н), где в естественных условиях можно было увидеть многие скальные, в том числе редкие виды папоротников и хвощей, побывали в locus classicus описанного с этой территории *Polypodium* × *vianei* Schmakov и на Семинском перевале (Республика Алтай, Онгудайский р-н), где находятся большие массивы естественных кедровых лесов.

# УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
# INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 6)

Стр.

PLANTAE VASCULRES

**Pteridium aguilinum (L.) Kuhn subsp. tauricum (C. Presl) Gyreeva et C. W. Page comb. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 929

# ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные. Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной зависимости и актуальности представленных материалов.

Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам и рисунки): для обзорных статей — до 30 стр., для оригинальных статей, сообщений, систематических обзоров — 25, описания новых таксонов, флористических находок, по охране растительного мира — 15, для хроники и рецензий — 5—6 стр. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

## Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на английском языке.
5. Название учреждения, где выполнялась работа, и его почтовый адрес, включая факс и адрес электронной почты.
6. Аннотация (не более 15 строк).
7. Ключевые слова.
8. Текст статьи: Цели и задачи исследования, Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы.
9. Благодарности.
10. Список литературы (с новой страницы).
11. Таблицы (каждая на отдельном листе).
12. Подписи к рисункам (на отдельном листе).
13. Рисунки.
14. Резюме на английском и русском языках (до 1 страницы).

При оформлении систематических обзоров и описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры.

Таблицы нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Иллюстрации (рисунки, диаграммы, графики, фотографии) представляются в двух экземплярах с приложением подписей на отдельной странице. На обороте каждого рисунка и фотографии карандашом указываются фамилии авторов и номер рисунка, обозначаются верх и низ. Рисунки нумеруются в порядке упоминания в тексте. На полях статьи (слева) указываются карандашом места их расположения (при первом упоминании). Иллюстрации объектов, исследованных с помощью микроскопа (светового, электронных — трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки.

Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке опубликования, например: (Schaft, 1931; Carniel, 1961; Алексеев, 1987; Романов и др., 1996; Сравнительная.., 1999).

Примеры библиографического описания.

Для монографий:

*Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

*Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Изд. 2. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

*Определитель* растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

*Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

*Грейтер В.* и др. Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 2001. 210 с.

*Cronquist A.* The evolution and classification of flovering plants. 2nd ed. New York, 1988. 555 p.

Для журналов:

*Князев М. С.* Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 116—119.

*Inamdar I. A.*, *Murty G. S.* Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

При описании таксонов, оформлении таксономических обзоров и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать «Международному кодексу ботанической номенклатуры (Сент-Луисский)». СПб., 2001, с учетом изменений и дополнений, принятых на XVII МБК в Вене, в 2005 г. (см.: Егорова Т. В. Об основных номенклатурных предложениях по дополнению и изменению «Международного кодекса ботанической номенклатуры», принятых на заседаниях Номенклатурной секции XVII Международного ботанического конгресса, 12—16 июля 2005 г., Вена // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 8. С. 1232—1241). Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский и русский тексты их описаний. Для палеоботанических работ описание должно быть представлено на латинском или английском языках и сопровождаться текстом на русском языке.

Статьи с материалами о новых таксонах обязательно должны сопровождаться присылкой типа или изотипа этих таксонов. Гербарий присылать на имя ответственного секретаря Редакционной коллегии Малышевой Н. В. Далее он передается на хранение в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Электронная копия рукописи. К 2 экземплярам рукописи, подписанной авторами, необходимо приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Иллюстрированный материал (рисунки, фотографии и пр.) нужно представить на дискетах или CD-дисках в виде отдельных файлов с обязательной их распечаткой или с приложенными оригиналами. Цифровые изображения, представляемые в виде файлов, принимаются на носителях: Floppy 3.5″, CD, MO (до 640 Мб), ZIP (до 100 Мб), Flash. носитель информации должен читаться компьютерной платформой PC.

Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet на сайте: http://binran.ru. Адрес электронной почты издательства и редакции: main@naukaspb.spb.ru (с указанием — для «Ботанического журнала»).

**Статьи следует направлять по адресу:**
Редакция «Ботанического журнала»
Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербург
199034

# ВНИМАНИЮ АВТОРОВ

## Требования к авторским изобразительным оригиналам

Фотография, рисунок.

— Изображения на фотографии должны быть четкими, но не очень контрастными.

— Зернистость фотографии не должна быть заметной.

— На фотографиях не должно быть механических повреждений (трещин, заломов) на информативно-важных участках изображения.

— Масштаб вопроизведения должен быть не более 150 %.

— Изображения, имеющие растр, технически непригодны.

— Фотографии должны быть представлены в 2 экземплярах размером не более 210 × 297 мм и не менее 50 ×— 60 мм.

Принтерная распечатка электронной версии и ксерокопия не может служить оригиналом, необходимо прикладывать оригинальные файлы, с которых была получена эта распечатка.

Цифровые изображения.

— Цифровые изображения, предоставляемые в виде файлов, принимаются на носителях: Floppy 3.5″, CD, MO (до 640 мб), ZIP (100 мб), Flash. Носитель информации должен читаться компьютерной платформой PC.

— Векторная (штриховая) графика принимается в виде файлов программы, в которой были созданы и файлы программы CorelDRAW — cdr (версий 7-11).

— Растровая (штриховая) графика принимается в виде факлов программы, в которой были созданы, а также в виде файлов с разрешением: *.tif, *.jpg, *.psd, *.eps.

— Тоновые (растровые) изображения принимаются в виде файлов программы, в которой были созданы: *.tif, *.jpg (не должно быть компрессии с потерями), psd.

— Комбинированные изображения (тоновое изображение со штриховыми элементами) принимается в виде файлов программы, которая их породила и файлы программы CorelDRAW — cdr (версий 7-11).

— Обязательно наличие распечатки предоставляемого файла.

— Цифровые изображения сопровождаются оригиналом (с чего были оцифрованы).

— Не рекомендуется использовать шрифты менее 5 кегля для одноцветных и 8 кегля для цветных изображений, а также линии толщиной менее 0.15 мм.

— Рекомендуется к файлам прилагать используемые шрифты.

— Реальный размер изображения в электронном виде должен соответствовать размерам оригинала (при требуемом разрешении).

— Изображения должны иметь разрешение: тоновые иллюстрации — 300—600 dpi, комбинированные — 300—600 dpi, штриховая графика — 600 dpi, штриховая графика, насыщенная мелкими информативно-важными элементами — до 1200 dpi.

— Многослойные файлы предоставляются без сведения слоев.

Примечание.

*Во всех случаях, непредусмотренных в настоящем документе, вопрос о приеме иллюстративного материала решается на этапе предварительного просмотра.*

# CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2008. VOL. 93. N 6)

Page

**Maslova N. P., Volkova L. D., Gordenko N. V.** Morphological variability of leaves in *Platanus acerifolia* (*Platanaceae*) in the context of identification of the Cretaceous platanoids 825

## COMMUNICATIONS

**Marakulina S. Yu., Degteva S. V.** Cenofloras of dry meadows of the middle and southern taiga of the Kirov Region 840
**Petrovsky V. V., Sekretareva N. A.** The local flora of the upper reaches of the Neizvestnaya River (Wrangel Island) 852
**Rodionova N. A.** Dynamics of the herb layer in the wet alder forest under wetting change 871
**Komarova T. A., Kravchenko O. Yu.** The development of *Sambucus racemosa* (*Caprifoliaceae*) after fire and cutting in the forests of the southern Sikhote-Alin 880
**Boldina O. N.** The ultrastructure of *Chlamydomonas carrizoensis* (*Chlamydomonadaceae*, *Chlorophyta*) 894
**Shamrov I. I., Yandovka L. F.** Development and structure of gynoecium and ovule in *Cerasus vulgaris* (*Rosaceae*) 902

## SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

**Gureyeva I. I., Page C. N.** The genus *Pteridium* (*Hypolepidaceae*) in the Northern Eurasia 915
**Kiritchkova A. I.** The Upper Triassic *Lepidopteris ottonis* (*Pteridospermae*, *Cycadofilicales*) and its typification 934

## FLORISTIC RECORDS

**Bogdanov G. A., Urbanavichus G. P.** Lichen species new and rare to Russia from the Republic of Marii El 944

## METHODS OF BOTANICAL RESEARCH

**Zhinkina N. A., Ozerov I. A.** Methods of staining of fossil plant tissues after Feulgen 951

## HISTORY OF SCIENCE

**Kondratyuk S. Ya.** On the contribution of Maria Florianovna Makarevich (1906—1989) to lichenology 954

## CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

**Popovskaya G. I., Likhoshvay Y. V.** *S. S. Barinova, L. A. Medvedeva, O. V. Anissimova.* Diversity of algae indicators in enviromental assessment. Tel Aviv: «Pilies Studio» Publishing House. 2006. 498 p. 41 figs, 30 tabl. 957

## CHRONICLES

**Gureyeva I. I.** The First Russian Pteridological Conference (Tomsk—Barnaul, 20—30 August 2007) 959
**Index of new plant names** 963
**Rules for the authors** 964

# СОДЕРЖАНИЕ

## (БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2008. Т. 93. № 6)

Стр.

**Маслова Н. П., Волкова Л. Д., Горденко Н. В.** Морфологическая изменчивость листьев *Platanus acerifolia* (*Platanaceae*) и подходы к определению меловых дисперсных листьев платанового облика . . . . . . . 825

СООБЩЕНИЯ

**Маракулина С. Ю., Дегтева С. В.** Ценофлоры суходольных лугов средней и южной тайги Кировской области . . . . . . . 840

**Петровский В. В., Секретарева Н. А.** Локальная флора верховьев реки Неизвестной (остров Врангеля) . . . . . . . 852

**Родионова Н. А.** Динамика травяного покрова сырого черноольшаника при изменении увлажнения . . . . . . . 871

**Комарова Т. А., Кравченко О. Ю.** Развитие *Sambucus racemosa* (*Caprifoliaceae*) после пожаров и рубок в лесах Южного Сихотэ-Алиня . . . . . . . 880

**Болдина О. Н.** Ультраструктура *Chlamydomonas carrizoensis* (*Chlamydomonadaceae*, *Chlorophyta*) . . . . . . . 894

**Шамров И. И., Яндовка Л. Ф.** Развитие и строение гинецея и семязачатка у *Cerasus vulgaris* (*Rosaceae*) . . . . . . . 902

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

**Гуреева И. И., Пейдж К. Н.** Род *Pteridium* (*Hypolepidaceae*) в Северной Евразии . . 915

**Киричкова А. И.** Позднетриасовый *Lepidopteris ottonis* (*Pteridospermae*, *Cycadofilicales*) и его типификация . . . . . . . 934

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

**Богданов Г. А., Урбанавичюс Г. П.** Новые и редкие для России виды лишайников из Республики Марий Эл . . . . . . . 944

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

**Жинкина Н. А., Озеров И. А.** Методика окрашивания тканей ископаемых растений по Фёльгену . . . . . . . 951

ИСТОРИЯ НАУКИ

**Кондратюк С. Я.** О вкладе Марии Флориановны Макаревич (1906—1989) в лихенологию . . . . . . . 954

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

**Поповская Г. И., Лихошвай Е. В.** *С. С. Баринова*, *Л. А. Медведева*, *О. В. Анисимова*. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: Изд-во «Pilies studio», 2006. 498 с. 41 рис. 30 табл. . . . . . . . 957

ХРОНИКА

**Гуреева И. И.** Первая Российская птеридологическая конференция (Томск—Барнаул, 20—30 августа 2007) . . . . . . . 959

**Указатель новых названий растений** . . . . . . . 963

**Правила для авторов** . . . . . . . 964

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 6. 825—968.*